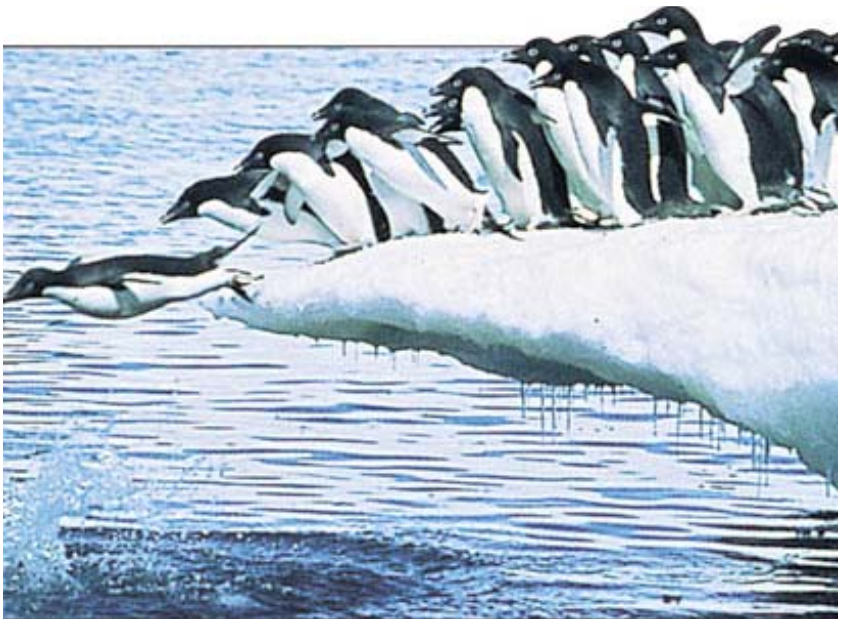
SVEUČILIŠTE U SPLITU
STUDIJ: «BIOLOGIJA I EKOLOGIJA MORA»

Ekologija

Mladen Šolić



Interna skripta

INSTITUT ZA OCEANOGRAFIJU I RIBARSTVO – SPLIT
Rujan, 2005

Sadržaj:

I. UVOD
1. Što je ekologija
2. Život i fizički okoliš

II. EKOLOGIJA JEDINKE
3. Prilagodbe organizama na uvjete fizičkog okoliša
4. Odgovor organizama na varijacije u okolišu
5. Biološki faktori u okolišu

III. EKOLOGIJA EKOSISTEMA
6. Koncept ekosistema
7. Trofičke razine u ekosistemu
8. Proizvodnja i protok energije kroz ekosisteme
9. Kruženje tvari kroz ekosisteme
10. Regeneracija hranjiva u ekosistemima

IV. EKOLOGIJA POPULACIJA
11. Struktura populacija
12. Dinamika populacija
13. Strategije u produženju vrste

V. INTERAKCIJE IZMEĐU POPULACIJA
14. Kompeticija
15. Odnos resursa i konzumenta
16. Predacija, herbivornost, parazitizam
17. Mutualizam
18. Koevolucija

VI. EKOLOGIJA ZAJEDNICA
19. Koncept zajednice
20. Struktura zajednica
21. Razvitak zajednica
22. Biološka raznolikost

LITERATURA:

Begon, Harper and Townsend: Ecology: Individuals, Populations and Communities. 1997. (3. Ed.), Blackwell Science

Krebs: Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 2000. (5. Ed.). Benjamin Cummings

Molles: Ecology: Concepts and Applications. 2002 (2. Ed.). Mc Graw Hill

Ricklefs and Miller: Ecology. 1999. (4. Ed.) Freeman and Co.

Šolić, M. 2003. Osnove ekologije (interna skripta + power point prezentacije)
http://www.izor.hr/hr/nastava/osnove_ekologije/OE_prez.html

I. UVOD

1. Što je ekologija?

1.1. Definicija i predmet izučavanja ekologije

Haeckel (1869): Znanost o interakcijama između organizama i njihovog okoliša, organskog i anorganskog
Anderwartha (1961): Znanost o distribuciji (raspodjeli) i abundanciji (brojnosti) organizama
Krebs (1972): Znanost o interakcijama koje određuju disribuciju i abundanciju organizama
Ekologija je biološka disciplina koja izučava uzajamne odnose između organizama i njihovog okoliša, a o tim odnosima ovisi održavanje jedinki i populacija vrsta, kao i njihovih zajednica u prirodi, njihova raspodjela i gustoća na pojedinim dijelovima staništa, te način života pod danim uvjetima u okolišu.
Ekologija je znanost o brojnosti (abundanciji), raspodjeli (distribuciji) i međusobnim odnosima (interakcijama) organizama ili skupina organizama u njihovom okolišu
Znanost o okolišu (Environmental science) – znanost o utjecaju čovjeka na okoliš

Naziv ekologije:
Oikos (ekos) = dom, stanište **+ logos** = znanost
Ekonomija i ekologija imaju isti korjen:
- Ekonomija - Znanost o proizvodnji i raspodjeli dobara, te materijalnom održavanju ljudskog društva
- Ekologija - Gospodarenje prirode sa samom sobom (ekonomija prirode)
  Wells, Huxley i Wells (1939): Ekologija je ekonomija proširena na čitav živi svijet

Razvoj ekologije:

- 1798 Thomas Malthus – principi rasta populacija
- 1859 Charles Darwin – "Porijeklo vrsta" (ekološki principi ugrađeni u teoriju evolucije i "borbu za opstanak")
- 1866 Ernst Haeckel – "Opća morfologija" (uvodi izraz ekologija)
- 1930 R.A. Fisher – povezuje ideje u ekologiji i evoluciji
- 1934 G.F. Gause – kompeticija i predacija
- 1942 Raymond Lindeman – koncept ekosistema
- 1953 E.P. Odum – "Fundamentals of Ecology"
- 1955 R.H. MacArthur – raznolikost/stabilnost odnos
- 1957 G.E. Hutchinson – organizacija zajednica

- 1800-tih – opća primjena pojma ekologije (američki i europski znanstvenici sebe počinju nazivati ekolozima)
- Početak 20. st. – prva ekološka udruženja i časopisi
- Danas – 10-ci tisuća profesionalnih ekologa
- Dvostrukom krizom koja se ogleda kroz brzi rast ljudske populacije i narušavanje okoliša ekologija danas postaje krajnje važna za svakoga

Uloga ekologije u našim životima:

- Ekologija nam pruža informacije koje nam omogućavaju bolje razumijevanje svijeta oko nas (važnost poznavanja **ekoloških principa**)
- Poznavanje ekoloških principa nam pomaže
  - U poboljšanju okoliša
  - U pravilnom upravljanju prirodnim resursima
  - U zaštiti ljudskog zdravlja

(Ne)razumijevanje ekoloških principa:
- Naša mogućnost pustošenja svijeta je neograničena!!!!
- Globalno upravljanje ekološkim sustavima ovisi o razumijevanju struktura i funkcioniranja tih sustava a to ovisi o poznavanju ekoloških principa
- Mnogi problemi s okolišem proizlaze iz nerazumijevanja ekoloških principa

Naši problemi s okolišem imaju više dimenzija:
- Ekološki su principi često poznati (zagađenje, tropske kišne šume itd.)
- Michael Robinson (direktor ZOO-a u Washingtonu): "Problemi ne leže u ignoranciji i gluposti; problemi proizlaze iz oskudice siromašnih i pohlepe bogatih"
- Naši problemi s okolišem imaju više dimenzija:
  - EKOLOŠKU: Nerazumijevanje ekoloških principa
  - POLITIČKU: Nuklearni pokusi
  - EKONOMSKU: Pohlepa; dobit; profit
  - SOCIJALNU: Siromaštvo

1.2. Uređenje prirodnog svijeta
- Prirodni svijet je raznolik i kompleksan
- Prirodni svijet je dinamičan, ali je također stabilan i samoobnovljiv
- Prirodni je svijet organiziran kroz fizikalne i biološke procese
  - Prirodne procese najefikasnije predviđamo putem generalizacije ranijih iskustava
  - Dva su izvora predvidivosti: **opažanje** i **razumijevanje mehanizama**
- Naš način percepcije ograničava naše razumijevanje prirode
  - Osjetila
  - Problem vremenske i prostorne skale

1.3. Metode izučavanja ekologije
Prirodu proučavamo opažanjem, teoretski i eksperimentalno:
- Znanstvenici gledaju na prirodni svijet s mnogo različitih gledišta (ovisno o obrazovanju, temperamentu, problematici kojom se bave)
- U znanosti ne postoji isključivo jedan, najbolji način pristupa problemu. "Znanost je jednako tako umjetnost kao glazba ili slikarstvo" (Ricklefs, 1990)
- Ipak, ekolozi imaju iste ciljeve:
  - Predvidjeti
  - Kontrolirati ili iskorištavati
  - Objasniti ili razumjeti
- Pri tome se služe **znanstvenom metodom**

1.4. Ekološka hijerarhija
Ekološka hijerarhija (hijerarhija biotičkih sustava):
- **Jedinka** (organizam) – Temeljna jedinica ekološke hijerarhije
- **Populacija** - Skupina jedinki iste vrste koje žive na određenom prostoru i u određenom vremenu, te koje aktivno izmjenjuju genetički materijal dajući plodno potomstvo
- **Zajednica** - Skup biljnih i životinjskih vrsta koje nastanjuju određeno područje, a koje su međusobno povezane različitim tipovima interakcija. Zajednica se često definira i kao skup svih organizama koji žive na određenom području.
- **Ekosistem** - Sustav koji objedinjuje organizme i njhov fizički okoliš (**biotop**) u jedinstveno povezanu cjelinu.
- **Biom** - Krupni kompleks ekosistema koji prekriva čitave geografske oblasti. Biome međusobno razlikujemo prvenstveno prema dominantnoj vegetaciji koja je povezana s određenim tipom klime

- **Biosfera** - Tanki površinski omotač Zemlje u kojem se odvija život. Najviši stupanj integracije ekosustava i bioma, odnosno čitavog živog svijeta i njegovog fizičkog okoliša u jedinstven i izuzetno složen dinamički sustav.

Stanište i Biotop:
Stanište – Mjesto gdje organizam živi. Kompleks abiotičkih i biotičkih faktora
Biotop - Dio fizičkog prostora koji se odlikuje specifičnim kompleksom ekoloških faktora. Biotop predstavlja abiotičku komponentu ekosistema; fizički prostor kojeg zauzima jedna zajednica.

1.5. Podjela ekologije

Načini podjele ekologije: Prema (1) konceptu ili perspektivi; (2) organizmima; (3) staništu; te (4) primjeni
Podjela ekologije prema konceptu ili perspektivi:

- **Ekologija jedinke (Fiziološka ekologija)**
  - Proučava odnose između jedinke (organizma) i njegovog okoliša kroz biokemijske i fiziološke procese u organizmu, njegov rast, razmnožavanje, ponašanje i opstanak
- **Ekologija populacije**
  - Proučava prostorne i vremenske promjene veličine populacija u svjetlu interakcija između jedinki (iste ili različitih vrsta) međusobno, te između jedinki i okoliša
- **Ekologija zajednice**
  - Proučava interakcije između populacija ili drugih skupina različitih vrsta koje zajedno nastanjuju određeni biotop. Distribucija vrsta je kako pod utjecajem bioloških interakcija (predacija, kompeticija itd), tako i pod utjecajem fizičkih faktora u okolišu (temperatura, voda, hrana itd)
- **Ekologija ekosistema**
  - Proučava izmjenu tvari i energije između organizama i njihovog okoliša
- **Ekologija krajolika**
  - Krajolik je površina zemlje koja uključuje mozaik različitih ekosistema. Ekologija krajolika proučava strukturu krajolika i procese koji se u njemu odvijaju
- **Ekologija ponašanja**
  - Proučava kako je ponašanje organizama prilagođeno njihovom okolišu i koja je njegova uloga u preživljavanju i reprodukciji organizama

Autekologija = Ekologija jedinke ili fiziološka ekologija
Sinekologija = Ekologija populacije, ekologija zajednice, ekologija ekosistema

Odnos ekologije prema drugim biološkim disciplinama: evolucija, genetika, fiziologija, sistematika
- **Theodosius Dobzhanski**: "Ništa u biologiji nema smisla osim ukoliko nije promatrano u svjetlu evolucije"
- **Parafrazirajmo:** "Ništa u evoluciji nema smisla osim ukoliko nije promatrano u svjetlu ekologije"
- Darwin i Wallace su shvatili da su interakcije između organizama i okoliša ključni element u procesu prirodne selekcije. Njihova teorija evolucije kroz prirodnu selekciju je **ekološka teorija**

2. Život i fizički okoliš

2.1. Značajke fizičkog okoliša

- Često suprostavljamo živo-neživom; organsko-anorganskom; biološko-kemijskom i fizikalnom. Ipak, ove dvije realnosti prirodnog svijeta ne egzistiraju izolirano jedna od druge
- Fizikalni i biološki svijet su međuovisni. Život u potpunosti ovisi o fizičkom svijetu, ali organizmi također djeluju na neživi svijet

Život ima jedinstvena svojstva koja ne dijeli s fizičkim sustavima

- Dvije temeljne značajke koje razlikuju žive organizme od neživih sustava su **kretanje** (sposobnost usmjeravnja određene aktivnosti u pravcu unaprijed određenog cilja) i **reprodukcija**

- Iako različiti od fizikalnih sustava, organizmi ipak funkcioniraju unutar određenog seta fizikalnih zakona. Npr. organizmi transformiraju energiju da bi izvršili rad, a pri tome metabolizam ugljikohidrata i kretanje pomoću udova slijede kemijske i fizikalne principe (sličnost između kretanja čovjeka i automobila)

Unatoč činjenici da se temelje na istim principima, postoje i važne razlike u funkcioniranju bioloških i fizikalnih sustava:

- Kod fizičkih sustava transformacije energije djeluju u pravcu uspostavljanja ravnoteže, tj. slijede liniju manjeg otpora (npr. kotrljanje kamena)
- Kod bioloških sustava organizmi transformiraju energiju ciljano nastojeći se održati izvan ravnoteže s fizikalnim silama (npr. gravitacija – let ptice; protok topline; difuzija; kemijske reakcije itd.)

Organizmi mogu povećati svoju razinu energije putem termodinamički nevjerojatnih transformacija

- Dok fizikalni sustavi rasipaju energiju, organizmi energiju koncentriraju:
  - Fizikalni i kemijski procesi obično vode k transformacijama koje oslobađaju energiju. Kao rezultat, energetska razina ovih sustava opada s vremenom, dakle sustav se spontano mijenja od višeg k nižem energetskom stanju (oksidacija ugljikohidrata, gorenje itd). Fizikalni sustavi rasipaju energiju; tj. postoji tendencija da se energija jednoličnije distribuira u većem sustavu (njihanje klatna, pad kamena u more itd.)
  - Organizmi predstavljaju goleme koncentracije energije. Da bi osigurali vlastiti integritet oni se suprostavljaju jednolikom raspoređivanju energije. Da bi se suprostavili kemijskim i fizikalnim procesima organizmi moraju trošiti energiju

Organizmi mogu kontrolirati protok energije ili tvari između njhovog unutrašnjeg i vanjskog okoliša

- Protok energije ili tvrai između organizama i okoliša proporcionalan je površini kroz koju se protok odvija, gradijentu koncentracije tvrai ili energije, te vodljivosti
- Pasivni protok - Odvija se bez ulaganja energije (proporcinalan je gradijentu)
- Aktivni protok - Traži utrošak energije. Suprostavlja se tendenciji rasipanja energije (tj. protok ima negativnu vodljivost)

Veličina u ekologiji mijenja sve!

- Odnos organizma prema okolišu mijenja se s veličinom organizma
- Odnosi između brzine procesa i veličine organizma nazivaju se **alometrički odnosi**

$$y = ax^b$$

gdje je b alometrička konstanta

EKOLOŠKI FAKTORI

- **Ekološki faktori** – sve komponente vanjskog okoliša koje djeluju na organizme
- **Životni okoliš** – zbir svih ekoloških faktora
- **Značajke ekoloških faktora:**
  - Dinamični i stalno promjenjivi u intezitetu, količini i načinu djelovanja
  - Nikada ne djeluju pojedinačno, već zajedno kao kompleks faktora
  - Mogu biti zamjenjivi i nezamjenjivi
  - Mogu djelovati izravno i posredno preko drugih faktora
  - Ako su neophodni za život organizma nazivaju se faktori opstanka

Ekološka valencija - Amplituda kolebanja jednog ekološkog faktora unutar koje je moguć opstanak vrste
Ekološka valencija je određena kardinalnim točkama

- **Kardinalne točke:**
  - **Optimum** – Intezitet ili količina danog faktora kod kojeg je njegovo djelovanje na organizam najpovoljnije
  - **Maksimum** – Najviši intezitet ili količina danog faktora kod kojeg je još moguć opstanak organizma

  - **Minimum** - Najniži intezitet ili količina danog faktora kod kojeg je još moguć opstanak organizma
  - Maksimum i minimum se zajednički nazivaju **pesimum**
- **Širina ekološke valencije:**
  - Stenovalentni organizmi (*steno* = usko) – imaju usku ekološku valenciju
  - Eurivalentni organizmi (*euri* = široko) – imaju široku ekološku valenciju

- **Položaj optimuma unutar ekološke valencije:**
  - Polivalentni tip – optimum je bliže maksimumu
  - Mezovalentni tip – optimum je po sredini između maksimuma i minimuma
  - Oligovalentni tip – optimum je bliže minimumu

- **Preferendum** – Uski raspon ekološkog faktora unutar kojeg je koncentriran najveći broj organizama
- **Ekološki spektar vrste** – Skup ekoloških valencija za sve ekološke faktore važne za opstanak vrste

Kompleks faktora i pravilo minimuma
- Životni okoliš predstavlja kompleks ekoloških faktora koji djeluju kao cjelina i na koje organizam odgovara u cjelini

- **Liebigovo pravilo minimuma** (Liebig, 1840) – Mogućnost opstanka i prosperiteta jedne vrste određeno je faktorom koji se nalazi najbliže minimumu, iako se svi ostali faktori mogu nalaziti u optimumu ili biti blizu njega

- **Opće pravilo djelovanja ekoloških faktora** (Thinemann, 1926) – Brojnost jedne vrste na jednom mjestu određena je onim faktorom koji se u odnosu na razvojni stadij s najužom ekološkom valencijom najviše udaljava po količini i intezitetu od optimuma ("Čvrstoću lanca određuje najslabija karika")

Podjela ekoloških faktora:

I. 1. Abiotički (fizikalni, kemijski) - temperatura, svjetlo, vjetar, salinitet itd.
   2. Biotički - predacija, kompeticija, parazitizam, mutualizam itd.

II. 1. Neovisni o gustoći - temperatura, salinitet, svjetlo, vjetar, oborine
   2. Ovisni o gustoći - hrana, predacija, kompeticija

III. 1. Uvjeti (stanja) - ne konzumiraju se: temperatura, salinitet, vjetar itd
   2. Resursi - konzumiraju se: hrana, prostor, kisik itd.

2.3. Život na kopnu

Klima i topografija
- Na globalnoj razini varijacije fizičkog okoliša potječu od dvije kategorije faktora: **klima** i **topografija**
- Površina Zemlje i atmosfera iznad nje ponašaju se kao divovski toplinski stroj (vrijede zakoni termodinamike)
- Klima na Zemlji određena je apsorpcijom energije od sunca i njenom redistribucijom po cijelom globusu
- Kako površina Zemlje varira (gole stijene, mora, šume itd) tako varira i njena sposobnost apsorpcije sunčeva zračenja, čime se stvara raznolikost u zagrijavanju i hlađenju njene površine
- Toplinska energija apsorbirana od Zemlje ponovo zrači natrag u svemir, ali prije toga obavlja posao evaporacije vode, te pokreće procese cirkulacije zračnih i oceanskih masa
- Svi ovi faktori stvorili su veliku raznolikost fizičkih uvjeta na Zemlji, koji su opet uzrokovali raznolikost bioma i ekosistema

Sezonska kolebanja temperature rastu s udaljenošću od ekvatora

Klimatski dijagram - praktičan način za istraživanje odnosa između distribucije kopnene vegetacije i klime.
Sheme za klasifikaciju biljnih zajednica na kopnu (tipova vegetacije): Temelje se na temperaturi i vlažnosti područja.
- Holdridgeova shema

- Whittakerova shema

Životna forma ili forma rasta kod biljaka usko je povezana s klimom:
Raunkiaer (1937) - razlikuje 5 formi rasta kod biljaka**: fanerofiti, hamefiti, hemikriptofiti, kriptofiti, terofiti**

Topografski i geološki utjecaji superponiraju lokalne varijacije na globalne obrasce

- Varijacije u topografiji i geologiji mogu stvoriti varijacije u okolišu unutar područja s jednolikom klimom
- U planinskim područjima nagib tla i njegova izloženost suncu utječu na temperaturu i vlažnost tla
- Temperatura zraka opada s nadmorskom visinom za oko 6^{o}C svakih 1000 m. U sjevernim umjerenim geografskim širinama pad temperature od 6^{o}C korespondira s promjenom temperature koja se događa s porastom geografske širine od 800 km.
- Lokalne varijacije u osnovnoj stijeni koja leži ispod tla uvjetuju diferencijaciju različitih tipova tla

El Niño – globalni klimatski fenomen

- **El Niño** Southern Oscillation (ENSO) je atmosferski i oceanski fenomen koji se događa na velikoj prostornoj skali i koji utječe na ekosisteme na globalnoj skali
- ENSO uključuje varijacije u površinskoj temperaturi mora i barometarskom tlaku duž Pacifika i Indijskog oceana
- Tijekom **El Niño** površinska temperatura istočnog tropskog Pacifika je viša, a barometarski tlak niži od prosječnog. To uzrokuje povećanu količinu oborina u Sjevernoj Americi i dijelovima Južne Amerike, a sušu u zapadnom Pacifiku
- Obrnuta pojava, niže površinske temperature mora i višeg tlaka od prosječnog u istočnom tropskom Pacifiku naziva se **El Nińa**. **El Nińa** uzrokuje sušu u većem dijelu Sjeverne i Južne Amerike, a povećanu količinu oborina u zapadnom Pacifiku

ŽIVOT U VODI

Hidrološki ciklus

- Voda je na Zemlji prisutna u različitim "rezervoarima" koje čine oceani, rijeke, jezera, polarne ledene kape, atmosfera, pa čak i organizmi
- Dinamika izmjene vode između ovih rezervoara naziva se **hidrološki ciklus**
- Od sve vode u biosferi oceani sadrže 97%, polarne ledene kape i glečeri 2%, dok na slatku vodu (jezera, rijeke i podzemne vode) otpada svega 1%

Brzina izmjene vode

- Turnover (brzina izmjene) vode značajno se razlikuje između "rezervoara"
  - ATMOSFERA – 9 dana (prosječna količina vode u atmosferi je tolika da bi pokrila površinu Zemlje u sloju debelom 2.5 cm
  - RIJEKE – 12-20 dana
  - JEZERA – od nekoliko dana do nekoliko stotina godina (ovisi o dubini, površini i stopi drenaže)
  - OCEANI – 3.100 godina (volumen oceana je 1.3 milijarde km^3)

Protok vode kroz ekosistem određen je evaporacijom

Život u vodenim okolišima određen je varijacijama fizikalnih (svjetlo, temperatura, kretanje vodenih masa) i kemijskih faktora (salinitet, kisik)

MORSKI OKOLIŠ

H.B. Bigelow (Woods Hole): "Najvažnija značajka oceana je ta da su oni puni vode"

Brojne značajke morskog okoliša proizlaze iz fizikalnih i kemijskih svojstava vode

ZNAČAJKE MORSKE VODE

- **Toplinska svojstva vode**
  - Veliki toplinski kapacitet
  - Otpornost na promjene agregatnog stanja
  - Maksimalna gustoća kod 4^{o}C
- **Svojstva otapala**
  - Veliki kapacitet otapanja anorganskih i organskih spojeva (prosječni salinitet oko 35 g/l ili 35‰)
    - Od kationa najvažniji Na^{+} i Mg^{2+}
    - Od aniona najvažniji Cl^{-} i SO_4^{2-}
    - Otopljene soli snižavaju točku ledišta (-1.9^{o}C kod 35‰)
  - Veliki osmotski potencijal
  - Otapanje plinova (O_2; CO_2)

Koncentracije minerala u moru su često ograničene njihovom maksimalnom topljivošću:
Na primjer:

- Kalcijev karbonat se otapa samo do koncentracije od 0.000014 g/g vode (ta je razina dostignuta eonima ranije, pa se višak kalcijevih iona taloži i formira vapnenačke stijene
- NaCl predstavlja drugi ekstrem, jer njegova topljivost iznosi oko 0.36 g/g vode što je znatno iznad njegove koncentracije u moru

- **Gustoća morske vode**
  - 800 puta veća od zraka
  - Lebdeći planktonski način života
  - Tlak raste s dubinom (1 atmosfera svakih 10 m)
- **Prodor sunčeve svjetlosti**
  - Oko 80% energije sunčevog svjetla apsorbira se već u prvih 10 m (temperaturna stratifikacija; termoklina)
  - Različite valne duljine svjetla različito prodiru u dubinu
    - Infracrveno se apsorbira već u prvom metru
    - Plavo svjetlo prodire najdublje
  - Fotosinteza je ograničena na gornji sloj mora do dubine od 200 m
- **Dinamika vodenih masa (morske struje)**
  - Nepokretne (sesilne) životinje

Vertikalna i horizontalna struktura oceana

- Neritička i oceanska provincija
- Litoral (supralitoral, mediolitoral, infralitoral, cirkalitoral), batijal, abisal, hadal
- Pelagijal (pelagos), bental (bentos)

RIJEKE

- Rijeke su vrlo dinamični sustavi *(*Heraklit: *Panta rhei – sve teće, sve se mijenja;"*Nikada ne možeš dva puta ugaziti u istu rijeku")
- Rijeke se na različite okoliše mogu podijeliti longitudinalno (uzdužno), lateralno (poprečno) i vertikalno (po dubini)
- Protok i kemijske osobine rijeka mijenjaju se s klimatskim režimima

- Distribucija organizama određena je brzinom protoka, udaljenošću od izvora, te prirodom riječnog sedimenta

Rijeke karakterizira trodimenzionalna struktura

- **Uzdužna ili longitudinalna struktura** – podrazumijeva podjelu rijeka na gornji, srednji i donji dio toka. Gornje tokove karakterizira hladnija voda, veće koncentracije kisika, manje gustoće fitoplanktona, manje koncentracije hranjiva. Karakteristične su tzv. hladnovodne vrste riba (npr. pastrva). Donje tokove rijeka karakteriziraju veće koncentracije hranjiva i fitoplanktona, viša temperatura i manje koncentracije kisika. Karakteristične su tzv. toplovodne vrste riba (npr. šaran)
- **Poprečna ili lateralna struktura** – podrazumijeva podjelu na središnji (najdublji) dio toka (matica); obalnu zonu; te naplavnu zonu (dio obale koji je pod vodom samo tijekom visokih vodostaja)
- **Vertikalna struktura** – uključuje površinski sloj (epilimnion), srednji sloj (metalimnion) i najdublji sloj (hipolimnion)

Intersticijalne vode

- Voda također prodire do određene dubine u sediment gdje u prostorima između zrnaca sedimenta (pijesak ili šljunak) živi zanimljiva **freatička** ili **podzemna** ili **intersticijalna fauna** (končasti organizmi koji se provlače između zrnaca pijeska, međuprostorni klizači i rovači, često slijepi)
- U tom se dijelu razlikuju dvije zone:
  - **Hiporeik** – gornji plitki dio šljunka ili pijeska u kojem se osjeća utjecaj kopnene klime
  - **Freatik** – dublji slojevi pijeska koji imaju karakteristike pravog podzemlja (vrlo mala kolebanja temperature i vrlo slab utjecaj kopnene klime)

JEZERA

- Za razliku od rijeka jezera su kao mala mora
- Riječni bazeni nastali su pod utjecajem tektonskih sila, vulkanske aktivnosti i glacijacije
- Najveći dio slatke vode u biosferi nalazi se u nekoliko jezera (Velika jezera – 20%; Bajkalsko (1600 m) – 20%
- Struktura jezerskih okoliša slična je oceanima samo na puno manjoj prostornoj skali
- Salinitet jezera jako varira od gotovo potpuno slatkih do slanih jezera saliniteta i do 200‰
- Temperaturna stratifikacija (raslojavanje) i vertikalno miješanje vode ovisi o geografskoj širini
- Oligotrofna i eutrofna jezera

Vertikalna struktura jezera

- **Epilimnion (E)** – površinska zona slobodne vode koja odgovara litoralnoj i sublitoralnoj zoni jezerskog profila. Ova se zona izdvaja na temelju temperature. To je sloj koji se tijekom ljeta najviše zagrije
- **Metalimnion (M)** – granični sloj između epilimniona i hipolimniona u kojem dolazi do nagle promjene temperature (termoklina)
- **Hipolimnion (H)** – donja zona slobodne vode u jezeru (obično ispod 30 m dubine) koju karakterizira niža temepratura, odsutnost svjetla i smanjene koncentracije kisika

- **Litoralna zona** – Obalni pojas koji se pruža do dubine od 20-50 m
- **Limnetička zona** – Gornja od dvije zone koje se razlikuju na vertikalnom profilu jezera. Obuhvaća vodu u koju prodire svjetlost i prostire se od površine do dubine od 20m, nekada i do 50 m. Ova se zona izdvaja na temelju prodiranja svjetlosti i ne mora se poklapati s epilimnionom
- **Profundalna zona** – Donja zona koja se nastavlja na limnetičku zonu i ide do dna jezera. Ovu zonu karakteriziraju niže temperature i odsutnost svjetla i uglavnom se poklapa s hipolimnionom

II. EKOLOGIJA JEDINKE

1. Prilagodbe organizama na uvjete fizičkog okoliša
Prilagodbe ili adaptacije:

- **Prilagodbe ili adaptacije** su strukturne i funkcionalne modifikacije organizama koje idu u pravcu njhovog boljeg usklađivanja s okolišem

- Adaptacije se mogu razviti na dva načina:
- 1. **Evolucijske adaptacije** – svojstva vrsta koja se nasljeđuju, a rezultat su prirodne selekcije kroz dugi niz generacija
- 2. **Individualne adaptacije** – odgovor jedinke kroz ponašanje, fiziologiju ili razvitak

Morfološke konvergencije - razvitak sličnih oblika kod filogenetski različitih skupina (konvergentna evolucija)

Analogni organi (strukture) - imaju različito evolucijsko porijeklo, ali igraju sličnu ulogu (imaju sličan izgled i funkciju)

Homologni organi (strukture) - imaju isto evolucijsko porijeklo, ali ne istu, ponekad potpuno različitu, funkciju

Paralelna evolucija - Sličan tijek evolucije kod skupina koje su davno bile geografski odvojene (npr. evolucija placentalnih sisavaca i tobolčara)

Adaptacije organizama uvijek su rezultat kompromisa

- Svaka adaptacija ima svoju cijenu!
- Nijedan organizam nema na raspolaganju neograničeno vrijeme, resurse ili energiju, pa što dodjeli jednoj funkciji mora se uzeti drugoj (**trade-off**):
  - Otvaranjem puči biljke dobivaju kisik i ugljični dioksid, ali gube vodu
  - Modifikacija nogu kod konja (brzo trče ali se ne mogu češati)
  - Vrijeme potrošeno na oprez od predatora uzeto je na uštrb vremena hranjenja
  - Energija koja se potroši na izgradnju trnova kod biljaka ne može se upotrijebiti za proizvodnju sjemenja

PRILAGODBE ORGANIZAMA NA UVJETE FIZIČKOG OKOLIŠA

- **Voda**
- **Temperatura**
- **Energija**

VODA
Voda je neophodna za život organizama

- Svi se organizmi, bez obzira gdje žive, najvećim dijelom sastoje od vode (50-80%)
- Voda je pogodan medij za odvijanje kemijskih reakcija
- Najveći dio Zemljine površine pokriven je vodom (71%), pa ona predstavlja najveće životno stanište

Gibanje vode duž koncentracijskih gradijenata u kopnenim i vodenim okolišima određuje u kojoj je mjeri voda na raspolaganju organizmima
Sadržaj vode u zraku

- Količina vode u zraku izražava se kao relativna vlažnost: gustoća vodene pare/gustoća vodene pare kod zasićenja x 100

Gibanje vode u vodenim okolišima

- U vodenim okolišima voda se giba duž koncentracijskog gradijenta od otopina s većom koncentracijom vode ili nižom koncentracijom soli (**hipoosmotska**) prema otopinama s nižom koncentracijom vode ili višom koncentracijom soli (**hiperosmotska**)
- Ovo gibanje vode stvara osmotski tlak
- Što je veća osmotska razlika između organizma i okoliša, to je osmotski tlak veći

Gibanje vode između tla i biljaka

- U sustavu tlo-biljka voda se giba iz područja većeg vodenog potencijala u područje manjeg
- Vodeni potencijal čiste vode je nula, a smanjuje se dodatkom soli, pa su vodeni potencijali u prirodi najčešće negativni
- Vodeni potencijal u tlu smanjuje sila adhezije kojom se voda drži za čestice tla (što su čestice manje sila koja drži vodu je snažnija)

- Voda u tlu koja je na raspolaganju biljkama nalazi se između **permanentne točke uvenuća** i **kapaciteta tla** za zadržavanje vode

Izmjena vode između organizama i okoliša

Kopnene biljke i životinje reguliraju svoju unutrašnju koncentraciju vode putem uravnoteženog uzimanja i gubitka vode

Čuvanje vode kod biljaka i životinja

- Za kopnene organizme čuvanje vode postaje otežano s porastom temperature
- Biljke i životinje razvijaju brojne prilagodbe za čuvanje vode
- Primjer: Klokanski štakor
  - 1. Njegovo debelo crijevo resorbira vodu iz izmeta pa on izbacuje potpuno suh izmet
  - 2. Vraća veliki dio vode koja evaporira iz pluća tako što se voda kondenzira u produženim nosnim kanalima

C_4 i CAM fotosinteza štede vodu

- Kada biljke otvore puči da bi uzele CO_2, one istovremeno gube vodu
- Koncentracijski gradijent za gubitak vode je nekoliko redova veličine veći nego za asimilaciju CO_2 (u atmosferi ga ima svega 0.03%)
- Ovaj je problem posebno izražen u vrućim i sušnim područjima
- Kod nekih je biljaka u svrhu čuvanja vode došlo do modifikacije mehanizama asimilacije ugljika

Hranjive soli su neophodne za život organizama
Ravnoteža soli i vode idu zajedno

- Održavanje ionske ravnoteže između organizama i okoliša (osmoregulacija) protivno fizikalnim silama difuzije i osmoze traži ulaganje energije i vrlo često specijalizirane organe za izlučivanje ili zadržavanje soli

Ravnoteža soli i vode kod kopnenih organizama

- Kopnene životinje dobivaju minerale putem hrane i vode, a biljke apsorbiraju ione otopljene u vodi u tlu
- Mnoge oceanske ptice i gmazovi imaju dodatne organe za izlučivanje soli – slane žlijezde
- Životinje, osobito mesožderi, dobivaju kroz hranu višak soli

- Piju puno vode i s njom izlučuju sol
- Gdje je voda oskudna životinje proizvode koncentrirani urin
- Bubrezi pustinjskih životinja koncentriraju soli u urinu u koncentracijama koje su znatno veće od koncentracija u krvi
  - Kod čovjeka 4 x veće
  - Kod pustinjskog skočimiša 14 x veće
  - Kod australskog skočimiša 25 x veće

Ekskrecija dušićnog otpada predstavlja veliki problem za kopnene životinje

- Većina mesoždera kroz svoju prehranu konzumira višak dušika kojeg treba eliminirati
- Životinje ne mogu poput bakterija izbacivati dušik u obliku plina
- Oksidirane forme dušika (npr. nitrati) su otrovne pa se ne mogu proizvoditi u većim količinama
- Većina vodenih organizama proizvodi jednostavan metabolički ko-produkt **amonijak**, koji je blago toksičan ali ga oni obilato razrijeđuju vodom
- Kopnene životinje nemaju na raspolaganju toliko vode pa proizvode proteinske metabolite koji su manje toksični od amonijaka
  - Kod sisavaca je to **urea** koja se mora otopiti u vodi pa traži određeni gubitak vode
  - Ptice i gmazovi koriste **urinsku kiselinu** koja kristalizira izvan otopine (važno zbog jaja) pa se tako dodatno štedi voda

TEMPERATURA

Mikroklima

- Makroklima u interakciji s lokalnim krajolikom (nadmorska visina, izloženost, vegetacija, boja tla, strukturalne oblici poput kamenja ili rupa) stvaraju mikroklimu
- Za pojedinačni organizam mikroklima može biti važnija od makroklime

Organizmi su prilagođeni temperaturi okoliša u kojem žive

- Većina vrsta pokazuje maksimum svojih aktivnosti u vrlo uskom rasponu temperatura, rasponu koji upravo odgovara temperaturama u okolišu (arktičke ribe plivaju jednako brzo kao i tropske)
- Utjecaj temperature na aktivnost organizama počinje već na molekularnoj razini, gdje temperatura utječe na aktivnost enzima

Utjecaj temperature na razvitak organizama

- Individualni razvitak hladnokrvnih organizama (organizama koji ne održavaju konstantnu tjelesnu temperaturu) se u pravilu odvija brže na višim temperaturama. Kako se tijekom razvitka organizam mijenja, djelovanje temperature na brzinu razvitka je različito za pojedine razvojne stadije. Pri tome razlikujemo nekoliko važnih temperaturnih parametara:
  - **Temperaturni prag razvitka** – najniža temperatura na kojoj se razvitak zaustavlja (u pravilu se ne poklapa s donjom letalnom temperaturom)
  - **Temperaturna konstanta** – izražava ukupnu sumu toplotne energije koja je neophodna za odvijanje razvitka određenog razvojnog stadija ili ukupnog razvitka jedinke, bez obzira na kojoj se temperaturi razvoj događa (pravilo "sume topline" ili "sume efektivnih temperatura")

Krivulja koja opisuje trajanje razvitka u ovisnosti o temperaturi ima oblik hiperbole (njena recipročna vrijednost je pravac) i definirana je sljedećom jednadžbom:

$$D\,(T - t_0) = C$$

D – ukupno trajanje razvitka
T – temperatura na kojoj se razvitak odvija
t_0 – temperaturni prag razvitka
C – termalna konstanta

Drugim riječima, produkt trajanja razvitka i efektivne temperature (višak temperature iznad praga razvitka; $T - t_0$) ima konstantnu vrijednost koja se naziva ***termalna konstanta***

Ako je poznata temperatura praga razvitka (t_0), tada je moguće izračunati trajanje razvitka na različitim konstantnim temperaturama:

$$D = C/(T - t_0)$$

Ukoliko je poznato trajanje razvitka na dvjema različitim temperaturama, moguće je izračunati temperaturni prag razvitka kojega je inače vrlo teško empirijski utvrditi. Kada je na obje temperature termalna konstanta ista, onda vrijedi:

$$D(T - t_0) = D_1(T_1 - t_0)$$

pa je prema tome

$$t_0 = (TD - T_1D_1)/(D - D_1)$$

Termalna konstanta može imati vrlo veliki praktični značaj jer omogućava procjenu brzine razvitka jedinki u danim uvjetima temperature. Odnos godišnje sume srednjih dnevnih efektivnih temperatura u danom području naprema vrijednosti termalne konstante dane vrste predstavlja indeks koji pokazuje da li se vrsta može održati u tom području i koliki broj generacija može dati tijekom godine

Izmjena topline između organizama i okoliša

- Regulacija temperature tijela odvija se kroz ravnotežu između dobitka i gubitka topline
- Organizmi to mogu mogu postići morfološkim prilagodbama, ponašanjem ili metaboličkom aktivnošću

Mehanizmi izmjene topline između organizama i okoliša

- **Radijacija (zračenje)** je apsorpcija (dobitak) ili emisija (gubitak) elektromagnetskog zračenja čiji izvori pored sunca mogu biti nebo, tlo, drugi organizmi i svi drugi predmeti u okolišu
- **Kondukcija (vodljivost)** je prijenos kinetičke energije topline između objekata ili supstanci koje su u fizičkom kontaktu (termička vodljivost ovisi o površini kontakta, udaljenosti i gradijentu topline; vakuum = 0; zrak = 0.0026; voda = 0.006; bakar = 4)
- **Konvekcija** je gibanje tekućina ili plinova iznad čvrstih predmeta (npr. hlađenje putem vjetra; grijanje fenom)
- **Evaporacija (isparavanje)** je samo gubitak topline (evaporacija 1 g vode s površine tijela uklanja 2.43 KJ topline na temperaturi od 30^{o}C

Načini regulacije tjelesne topline

- **Poikilotermi, ektotermi ili hladnokrvni organizmi**
  - Ne reguliraju tjelesnu temperaturu putem metaboličke aktivnosti
  - Temperatura tijela ovisi o temperaturi vanjskog okoliša
  - Putem morfoloških i anatomskih prilagodbi, te putem ponašanja ovi organizmi manipuliraju s radijacijom, kondukcijom, konvekcijom i evaporacijom
  - U ove organizme spadaju sve biljke i sve životinje osim sisavaca i ptica
- **Homeotermi, endotermi ili toplokrvni organizmi**
  - Aktivno reguliraju tjelesnu temperaturu putem metaboličke aktivnosti
  - U ove organizme spadaju sisavci i ptice

Ektotermi mogu održavati visoku temperaturu nekih dijelova tijela

- Podjela na ektoterme i endoterme nije apsolutna
- Zmija udav održava visoku temeperaturu tijela tijekom inkubacije jaja
- Tuna održava temperaturu i do 40^{o}C u središtu svoje mišićne mase
- Sabljarke razvijaju posebne metaboličke grijače od mišićnog tkiva koji održavaju visoku temperaturu u njihovim mozgovima

- Veliki leptiri trebaju prije leta period zagrijavanja tijekom kojega letni mišići drhtanjem generiraju toplinu
- Metabolička proizvodnja topline utvrđena je i kod biljaka (npr. Filodendron)

S obzirom da i ektotermi mogu proizvoditi toplinu, zbog čega je endotermija tako rijetka pojava?

- Dio odgovora leži u problemu veličine tijela (ektotermi su u pravilu manjih dimenzija)
- Što je niži površina/volumen (krupnije životinje) omjer, to regulacija temperature može biti preciznija

Endotermi i klimatska pravila:

- **Klimatska pravila:**
  - **1. Bergmanovo pravilo** - Predstavnici iste vrste endoterma koji žive u hladnijim krajevima su u pravilu krupniji, tj. površina tijela im je relativno manja u odnosu na masu
  - **2. Alenovo pravilo** - Sisavci koji žive u hladnijim krajevima pokazuju tendenciju smanjivanja tjelesnih nastavaka, osobito ušiju i repa, ali isto tako i vrata i udova
  - **3. Glogerovo pravilo** - Intezitet pigmentacije kod endoterma raste s temperaturom i vlažnošću

Zašto endotermi održavaju temperaturu tijela značajno iznad temperature okoliša (svega 5-6^{o}C ispod letalne temperature), a ne na primjer na prosječnoj temperaturi okoliša?

- Visoka temperatura tijela omogućava veću razinu aktivnosti
- Povećana temperatura tijela smanjuje potrebu za čestim evaporativnim hlađenjem čime se štedi voda (ušteda vode opravdava energetsku cijenu povećane temperature)
- Veliki temperaturni gradijent između tijela i okoliša omogućava brže i preciznije podešavanje temperature tijela

Extremne temperature

- Mnogi organizmi preživljavaju ekstremne temperature na način da ulaze u stanje mirovanja:
  - NEAKTIVNOST – Sklanjanje u mikrostaništa za vrijeme nepovoljnih temperatura
  - SMANJENJE METABOLIZMA
    - 1. TORPOR – Stanje sniženog metabolizma i tjelesne temperature, koje traje kraće vrijeme (npr. tijekom noći)
    - 2. HIBERNACIJA – Stanje sniženog metabolizma koje traje tijekom zimskih mjeseci (“antifrizi”, “superhlađenje”)
    - 3. ESTIVACIJA - Stanje sniženog metabolizma koje traje tijekom ljetnih mjeseci
    - 4. DIJAPAUZA – stanje mirovanja kod kukaca bilo zimi (reduciraju vodu iz tijela kako bi izbjegli smrzavanje, bilo ljeti (tijelo se potpuno isuši, ili izlučuju čahuru koja spriječava isušivanje)

ENERGIJA

Raspodjela solarne energije na Zemlji

- Sunčevo svjetlo se sastoji od spektra valnih dužina

Većina energetskih transformacija u biološkim sustavima temelji se na kemiji ugljika i kisika

Opskrba kisikom može biti kritična kod životinja u vodenim okolišima

- Raspoloživost kisika u okolišu može ograničiti metaboličku aktivnost

- To se pogotovo odnosi na vodene okoliše zbog niske topljivosti i spore difuzije kisika
- Organizmi koriste različite metode opskrbe kisikom

Mehanizmi opskrbe kisikom
Kapacitet hemoglobina za vezivanjem kisika uravnotežuje raspoloživost i potrebe za kisikom
- Respiratorni pigmenti moraju lako vezati kisik na respiratornim površinama, zatim ga čvrsto držati, te ga lako osloboditi u tkivima
- Kompromis između funkcija vezivanja i oslobađanja kisika najbolje je izražen preko krivulje disocijacije kisika koja prikazuje količinu kisika vezanog za hemoglobin (izraženo kao % od maksimalno moguće) kao funkciju koncentracije kisika u krvnoj plazmi
- Postotak vezanog i nevezanog kisika dostiže ravnotežu koja je opisana jednadžbom:

$$\mathbf{Hb + O_2 \leftrightarrow HbO_2}$$

- Kako kisik difundira u krv ravnoteža se pomiće prema desno; kako tkiva troše kisik iz krvi tako se ravnoteža pomiće prema lijevo i kisik se oslobađa iz oksihemoglobinskog kompleksa

Prilagodbe organizama za opskrbu kisikom ovise o koncentraciji kisika u okolišu kao i o njihovim potrebama za kisikom
- Male životinje imaju velike potrebe za kisikom pa je kod njih krivulja disocijacije pomaknuta u desno
- Kod embrija sisavca je krivulja disocijacije pomaknuta u desno u odnosu na njihove majke
- Količina hemoglobina u krvi se može podesiti:
  - Aktivna riba poput skuše ima ukupni kapacitet vezivanja kisika 16% u odnosu na 5% kod neaktivnih slabo pokretnih organizama
  - Nakon nekoliko tjedana provedenih na visini od 5000 m nosivi kapacitet kisika u krvi čovjeka se poveća s 21 vol% na 25 vol%, dok kod lokalnog stanovništva iznosi 30%
- Važne prilagodbe su također: veličina pluća, brzina i volumen udisaja, veličina srca, brzina i volumen protoka krvi, gustoća kapilara

Protustrujna cirkulacija kod riba omogućava njihovu bolju opskrbu kisikom

2. Odgovor organizama na varijacije okoliša

- Preživljavanje svake jedinke ovisi o njenoj sposobnosti da se nosi s promjenama u okolišu
- Svjesni smo nekih odgovora našeg tijela na promjene u okolišu (znojenje, drhtanje na hladnoći, tamnjenje kože ljeti itd.)
- Organizam odgovara na promjene u okolišu s ciljem da održi unutrašnje uvjete na optimalnoj razini za funkcioniranje
- Odgovori organizama na promjene u okolišu mogu se promatrati s aspekta cijene i koristi (costs and benefits)

Homeostazija
- Homeostazija je sposobnost jedinke da održava konstantne unutrašnje uvjete, usprkos variranju vanjskog okoliša
- Sve homeostazije pokazuju svojstva negativnog povratnog mehanizma (feedback) (Primjer: rad termostata):

- Elementi negativnog feedback mehanizma su:
  - 1. Mehanizmi osjećanja unutrašnjih uvjeta u organizmu
  - 2. Mehanizmi uspoređivanja aktualnog internog stanja s željenim stanjem
  - 3. Mehanizam promjene internih uvjeta u pravcu željenih uvjeta

- Homeostazija traži utrošak energije

Postoje različite vrste odgovora na promjene uvjeta u okolišu

- **1. REGULACIJSKI ODGOVORI**
- **2. AKLIMATIZACIJSKI (PRILAGOĐIVAČKI) ODGOVORI**
- **3. RAZVOJNI ODGOVORI**

REGULACIJSKI ODGOVORI

- Reverzibilni su i događaju se najbrže
- Uključuju promjene u brzini fizioloških procesa (npr. metabolizma), te promjene ponašanja (npr. traženje hlada)
- Regulacijski odgovori ne zahtijevaju morfološke i biokemijske modifikacije

Malo je organizama koji su savršeni regulatori ili prilagođivači za sve faktore

- Žabe se prilagođavaju vanjskoj temperaturi, ali reguliraju koncentraciju soli u krvi
- Čak su i endotermi jednim dijelom temperaturni prilagođivači (nos i uši zimi)
- Organizmi katkada reguliraju unutrašnji okoliš unutar umjerenog raspona vanjskih uvjeta, dok se prilagođavaju kod ekstremnih uvjeta
- *Artemia salina* (račić koji živi u solanama) održava koncentraciju soli u tijelu ispod 3% čak i u otopini s koncentracijom soli od 30%

"KONCEPT ZRNATOSTI" (R. Levins, 1968)

- Alternativna svojstva okoliša predstavljaju dijelove koji su distribuirani kao mozaik u vremenu i prostoru
- Ti dijelovi imaju različite veličine, a svojstva različitih dijelova se mogu superponirati
- Koncept zrnatosti stavlja u odnos veličinu dijelova okoliša s prostornom aktivnosti organizama
- Prema "konceptu zrnatosti" okoliš može biti:
  - Krupno zrnati – dijelovi su relativno toliko veliki da organizmi mogu birati između njih
  - Fino zrnati – dijelovi su tako mali da ih organizmi ne mogu razlikovati (okoliš njima izgleda kao uniforman)
- Zrnatost ovisi o:
  - Aktivnosti – livada je za nas unifirmna, ali ako smo došli ubrati određeni cvijet ona postaje krupnozrnata
  - Poimanju prostorne skale – cvijet je za nas fino zrnat dok je za kukca krupnozrnat
  - Vremenu promjena – brzo variranje značajki dijela okoliša čini ga finozrnatim, jer su promjene prebrze za prilagodbe

Odabir dijelova okoliša definira prostornu aktivnost organizama

- U svakom se dijelu okoliša uvjeti tijekom vremena mijenjaju, pa se životinje mogu stalno zadržavati unutar pogodnog raspona uvjeta tako što će se kretati između dijelova staništa
- Većina biljaka ne može izabrati gdje će rasti. One uspijevaju na mjestima koja im pogoduju, dok na drugima ugibaju.

PRILAGOĐIVAČKI (AKLIMATIZACIJSKI) ODGOVORI

- Također reverzibilni, ali nešto sporiji od regulacijskih odgovora
- Ove se promjene mogu promatrati kao pomaci u rasponima regulacijskih odgovora
- Ovi odgovori uključuju morfološke (npr. dobivanje zimskog krzna) i biokemijske modifikacije (npr. porast broja eritrocita na većim nadmorskim visinama)

RAZVOJNI ODGOVORI

- Najsporiji su i u pravilu ireverzibilni
- Događaju se kada su promjene u okolišu spore pa jedinke mogu mijenjati svoj razvoj u svrhu proizvodnje najprikladnijeg oblika
- Organizam ne može razvojnim odgovorom reagirati na kratkoročne promjene u okolišu
- Razvojni odgovori su značajni kod organizama koji imaju nekoliko generacija godišnje
- Startegija razvojne fleksibilnosti (npr. kod biljaka čije sjemenje može uspjeti u više različitih staništa)

Primjeri:

- Mladice bora koje rastu u sjeni imaju manji korjenov sustav, više lišća, te veću stopu fotosinteze u odnosu na one koje rastu na suncu (razlog je veća vlažnost u sjeni)
- Razvitak dugokrilih i kratkokrilih formi kod vodenog kukca iz roda Gerris (vodena kopnica)

Ekstremni odgovori organizama na nepovoljne uvjete

- Kada se ni sa jednim tipom odgovora na promjene u okolišu ne mogu savladati nepovoljni uvjeti, organizmi posežu za ekstremnim odgovorima:

  - **1. MIGRACIJE**
  - **2. SKLADIŠTENJE HRANE (ENERGIJE)**
  - **3. FIZIOLOŠKO MIROVANJE**

Migracije

- Raširena pojava prisutna gotovo kod svih skupina životinja
- Glavni razlozi za migracije su: hrana, razmnožavanje, nepovoljni uvjeti u okolišu

Skladištenje

- Kaktusi tijekom kišnih razdoblja skladište vodu
- Brojne biljke skladište hranjiva
- Životinje (pogotovo arktičke) akumuliraju mast kao rezervu energije u razdobljima obilja hrane
- Životinje koje su zimi aktivne spremaju hranu ispod kore ili je zakopavaju (npr. dabar, vjeverica, djetlić, šojka)

Fiziološko mirovanje

- Brojno tropsko i subtropsko drveće tijekom razdoblja suše gubi lišće
- Drveće umjerenih i arktičkih područja gubi lišće u jesen jer iz smrznutog tla ne može uzimati vodu
- Sjemenje biljaka, te spore bakterija i gljivica podnose duga razdoblja mirovanja
- Mnogi sisavci hiberniraju zbog nedostatka hrane (“zimski san”)
- Na razdoblje mirovanja organizmi se pripremaju nizom fizioloških promjena (proizvodnja “antifriza”, dehidracija, skladištenje masti)
- Kukci tijekom velikh vrućina i hladnoća ulaze u stanje mirovanja - dijapauzu

Znakovi koji organizmima omogućavaju da predvide promjene u okolišu

- Kako ptice selice znaju da se približava zima ili proljeće?
- Kako kukci znaju kada treba započeti s dijapauzom?

Neposredni znakovi

- Većina organizama osjeća promjene temperature, te dužinu dana (fotoperiod) kao neposredne znakove koji ukazuju na sezonu, a mnogi mogu razlikovati da li se dan skraćuje ili produžava

- Primjer: Jedna vrsta moljca ulazi u dijapauzu u ranu jesen kada dan postane kraći od 13 sati
- Slični organizmi ili čak različite populacija iste vrste se mogu značajno razlikovati u svom odgovoru na fotoperiod u različitim područjima
- Primjer: U Michigenu (45^{o}N), populacije vodenbuhe ulaze u dijapauzu kada dužina dnevnog svjetla padne ispod 12 h (sredina rujna), dok srodna vrsta na Aljasci (71^{o}N) ulazi u dijapauzu kada dužina dnevnog svjetla padne ispod 20 h, što se događa sredinom kolovoza

Konačni (krajnji) znakovi
- Kada dužina dana ne može biti pouzdan pokazatelj promjena u okolišu, organizmi se moraju koristiti konačnim (krajnjim) znakovima
- Primjer: U ekvatorijalnim područjima dužina dana je konstantna, pa organizmi prate sezonske cikluse oborina i njihovog utjecaja na vlažnost i vegetaciju
- U nepredvidivim okolišima kao što su pustinje, mnogi organizmi primjenjuju konzervativnu strategiju pripravnosti tijekom čitavog razdoblja kiša
- Primjer: Kod nekih se pustinjskih ptica gonade održavaju u stanju pripravnosti sve dok traje razdoblje unutar kojega je moguća kiša, ali sama kiša je ta koja inicira završetak fiziološkog razvitka gonada i početak parenja

Ekotipska diferencijacija odražava razvojne adaptacije na lokalne uvjete okoliša
- **Ekotipovi -** genetički diferencirani sojevi unutar populacija od kojih je svaki ograničen na specifično stanište

3. Biološki faktori u okolišu

Interakcije između organizama:
- **Kompeticija** - Takmičenja za resurse (hrana, prostor, spolni partner itd). Odnos koji je negativan za oba organizma
- **Mutualizam** - Uzajamno koristan odnos
- **Komenzalizam** - Jednostran odnos pozitivan za jedan organizam, a neutralan za drugi
- **Amenzalizam** - Jednostran odnos negativan za jedan organizam, a neutralan za drugi
- **Predacija** - Uzajaman odnos između predatora (grabežljivca) i plijena, koji je pozitivan za predatora, a negativan za plijen
- **Parazitizam** - odnos pozitivan za parazita, a negativan za njegovog domaćina. Dok predator trenutačno ubija svoj plijen, parazit svog domaćina ne ubija nikada ili ga barem ne ubija trenutačno

Prilagodbe predatora ukazuju na važnost biološkog okoliša kao pokretača prirodne selekcije
Neke životinje ne mogu koristiti prednje udove u prehrani:
- Mnoge se ptice koriste nogama u prehrani (npr. snažne i oštre pande za trganje plijena kod jastreba ili pridržavanje hrane nogama kod papige)
- Ptice koje dobro rone i plivaju često gutaju čitav plijen jer su im noge specijalizirane za plivanje i ronjenje
- Zmije nadoknađuju nedostatak udova s rastezljivim čeljustima koje im omogućavaju da progutaju veliki plijen u komadu

Tip hrane utječe na prilagodbe probavnog sustava i sustava za izlučivanje
- Probavni trakt herbivora (biljojeda) je produžen jer se biljna hrana koja sadrži celulozu i lignin znatno duže probavlja. Mnogi herbivori imaju vrećaste nastavke želuca koji sadrže bakterije i pomažu u probavi

Predatori posjeduju brojna osjetila za pronalaženje plijena
- Ljudi se u prvom redu služe vidom (pogotovo kada traže hranu složenu na policama u samoposluživanju), dok su im ostala osjetila relativno slabo razvijena u odnosu na životinje

- Ljudski je vid ipak slab u usporedbi s jastrebovim koji s velike visine može opaziti miša na tlu
- Kukci opažaju brze pokrete kao što je mahanje krilima brzinom od 300 zamaha u minuti
- Mnogi kukci opažaju UV-svjetlo

PRILAGODBE PLIJENA ZA IZBJEGAVANJE PREDATORA

- Organizmi koji su ekstremno mali u odnosu na predatora pokazuju vrlo malo prilagodbi za njegovo izbjegavanje
- S druge strane, veći se plijen može **sakriti, pobjeći** ili **boriti**
- Travnjaci ne pružaju skrovište za velike biljojede, pa je uspješan bijeg glavna strategija za izbjegavanje predatora
- Uspješan bijeg ovisi o ranom opažanju predatora, okretnosti i brzini
- Biljke ne mogu bježati pa se moraju pouzdati u trnove i otrovne spojeve
- Mnoge životinje proizvode neugodne mirise i kemijske sekrete
- Neki kukci i škorpioni direktno štrcaju štetne tekućine na predatora
- Mnoge životinje nisu jestive jer sadrže otrovne spojeve
- Životinje koje se kreću sporo (jež, dikobraz, kornjača) se štite pomoću bodlji i oklopa
- Vanjski zaštitini skeleti su osobito česti kod morskih bentoskih životinja koje su nepokretne ili slabo pokretne
- Polimorfizam i "tražena slika" ("search image")

Kriptičnost (neupadljivost)

- "druga linija obrane"

Upozoravajuća obojenost

Mimikrija

Autotomija (samosakaćenje)

Industrijski melanizam – prirodna selekcija u akciji

- Istraživanja neupadljivosti pružila su prve primjere evolucijskih promjena uvjetovanih prirodnom selekcijom (veliku ulogu u tome je odigrao engleski liječnik i kolekcionar leptira H. Kettlewell)

Većinu parazita karakterizira specifičnost domaćina i složeni životni ciklus

- Paraziti su obično znatno manji od svog domaćina
- Žive ili na površini domaćina (**ektoparaziti**), ili u unutrašnjosti njegovog tijela (**endoparaziti**)
- Paraziti pokazuju karakteristične prilagodbe na svoj način života:
  - Ulažu mali napor u održavanju svog unutrašnjeg okoliša
  - Moraju se rasprostranjivati između domaćina što mnogi postižu kroz vrlo komplicirane životne cikluse (tijekom tih ciklusa se jedan ili više stadija može odvijati i izvan tijela u vanjskom okolišu)
- Neki su paraziti vrlo specifični u pogledu domaćina
- Većina parazit-domaćin sustava razvija finu ravnotežu (parazit rijetko šteti zdravlju svog domaćina)
- Paraziti su morali razviti mehanizme kako da nadmudre imunološki sustav domaćina

Biljke koriste strukturne i kemijske obrambene mehanizme protiv herbivora

III. EKOLOGIJA EKOSISTEMA

- **Koncept ekosistema**
- **Trofičke razine u ekosistemu**
- **Proizvodnja i protok energije kroz ekosistem**
- **Kruženje tvari kroz ekosistem**
- **Regeneracija hranjiva u ekosistemu**

1. KONCEPT EKOSISTEMA
Je li cjelina više od sume njenih dijelova?

Charles Elton definira ekosistem preko hranidbenih odnosa

- Kao student u Oxfordu Elton se pridružio ekspediciji na Bear Island u blizini Spitsbergena u Sj. Atlantiku, gdje je zajedno s botaničarom **V.S. Summerhayesom** proučavao hranidbene odnose u jednostavnoj zajednici tundre
- U svojoj 26. godini Elton je razvio novi koncept zajednice na temelju hranidbenih odnosa
- Njegova knjiga **"Animal ecology"** (1927) predstavlja početak moderne ekologije
- Uvodi pojam **hranidbeni lanac**, koji je kasnije zamjenjen pojmom hranidbena mreža, ali je sadržaj ostao isti

- Eltonova **"Piramida brojeva"**

A.J. Lotka: termodinamički pogled na ekosistem

- A.J. Lotka je zajednice tretirao kao termodinamičke sustave koje je moguće opisati pomoću seta jednadžbi koje opisuju interakcije između komponenti sustava
- Veličina sustava i brzine transformacija unutar njega slijede termodinamičke transformacije (analogija sa strojevima)
- Lotka je ekosistem promatrao kao dio svjetskog stroja koji je odgovoran za transformaciju energije sunca koja dospije na površinu Zemlje (Lotkin **"Mlinski kamen života"**)
- Lotkina vizija bioloških sustava koju je iznio u svojoj knjizi **"The Elements of Physical Biology"** (1925) i danas vrši snažan utjecaj

Raymond Lindeman: trofičko-dinamički koncept ekosistema

- Lindeman (1942), u to vrijeme mladi akvatični ekolog s Minnesota University, publicira rad u kojem iznosi koncept ekosistema kao sustava transformacije energije
- Lindeman je prihvatio Eltonov koncept hranidbenog lanca koji se sastoji od više stupnjeva (proizvođači, herbivori, karnivori) koje je Lindeman nazvao **trofičke razine**
- Umjesti Eltonove "piramide brojeva", Lindeman uvodi **"piramidu energetskih transformacija"**, u kojoj na svakoj višoj trofičkoj razini ima sve manje raspoložive energije

Eugene P. Odum istraživao je energetiku ekosistema

- Nakon što je koncept ekosistema bio jasno postavljen, ekolozi su počeli mjeriti protok energije i kruženje tvari u ekosistemima
- Najznačajniji predstavnik ovog pristupa u istraživanjima bio je američki ekolog **E. P. Odum** s Georgia University, čija je knjiga **"Fundamentals of Ecology"** (1953) utjecala na generacije ekologa
- Odum je uveo prikazivanje ekosistema pomoću jednostavnih **dijagrama protoka energije**, pri čemu se kruženju elemenata pridavala posebna važnost jer su njihova gibanja između komponenata mogla biti dobar pokazatelj protoka energije koju je bilo teško izravno mjeriti

2. TROFIČKE RAZINE U EKOSISTEMU

Temeljni procesi u ekosistemu: asimilacija, fotosinteza, konzumacija (potrošnja), razgradnja, transformacija (preoblikovanje)

Trofičke razine u ekosistemu:
- Producenti (proizvođači)
- Konzumenti (potrošači)
  - Konzumenti u užem smislu (herbivori – biljojedi; karnivori – mesojedi; omnivori – svejedi)
  - Destruenti (razgrađivači)
  - Transformatori (preoblikovatelji)

Trofički (hranidbeni) status organizama:
- Autotrofni organizmi – sami proizvode organsku tvar; anorganski izvor ugljika (CO_2)
  - Fotoautotrofi - koriste energiju sunca
  - Kemoautotrofi – energiju dobivaju oksidacijom anorganskih supstrata
- Heterotrofni organizmi – uzimaju gotovu organsku tvar (organski izvor ugljika); energiju dobivaju oksidacijom organskih spojeva
  - Osmotrofi – koriste organsku tvar u otopljenom obliku (bakterije)
  - Fagotrofi – koriste organsku tvar u čestičnom (partikuliranom) obliku (sve životinje)
- Miksotrofni organizmi – organizmi koji vrše fotosintezu, ali ovisno o prilikama u okolišu mogu preći na heterotrofni način prehrane (mnogi protisti)

3. PROIZVODNJA I PROTOK ENERGIJE KROZ EKOSISTEM

Produktivnost ekosistema
- Primarni produktivitet – produktivitet na razini proizvođača (autotrofna proizvodnja)
- Sekundarni produktivitet – produktivitet na razini potrošača (heterotrofna proizvodnja)

Primarna proizvodnja: Fotosinteza
- Fotosinteza je proces pomoću kojega biljke hvataju energiju sunca i transformiraju je u energiju kemijskih veza u ugljikohidratima:

$$6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

- Fotosinteza transformira atom ugljika iz oksidiranog stanja (CO_2) u reducirano (ugljikohidrat). Za taj je proces potrebna energija koju biljka dobiva od sunca.
- Za svaki gram asimiliranog ugljika biljka pohranjuje 39 kJ energije.
- Zbog neefikasnosti fotosinteze od ukupne energije koju apsorbiraju fotosintetski pigmenti, u molekule ugljikohidrata se ugradi najviše 34%, a često i znatno manje
- Ukupna fiksacija energije na Zemlji kroz primarnu proizvodnju iznosi oko 10^{17} kcal godišnje

BRUTO PRIMARNA PROIZVODNJA = NETO PRIMARNA PROIZVODNJA (rast i razmnožavanje) + RESPIRACIJA (biosinteza i održavanje tkiva)

Fotosintetski aktivno zračenje (PAR) – od ukupnog sunčevog spektra na morskoj razini 53% otpada na infracrveno zračenje, 2% na UV zračenja, a 45% na fotosintetski aktivno zračenje (upotrebljivo biljkama za fotosintezu)

Metode mjerenja primarne proizvodnje
Metode za mjerenje biljne proizvodnje variraju ovisno o staništu i formi rasta

Faktori o kojima ovisi fotosinteza

- Stopa fotosinteze ovisi o nizu ekoloških faktora od kojih su najvažniji: svjetlo, temperatura, CO_2, voda i hranjive soli
- Faktori koji ograničavaju proizvodnju su različiti u kopnenim i vodenim staništima
  - Primarna proizvodnja na kopnu općenito je ograničena **temperaturom i vlažnošću**
  - Primarna proizvodnja u vodenim staništoma općenito je ograničena **hranjivima**

Ovisnost stope fotosinteze o svjetlu

- Stopa fotosinteze varira u direktnoj proporciji s intezitetom svjetla do neke kritične razine (obično niže od ¼ punog sunčevog svjetla)
- Daljnje povećanje inteziteta svjetla rezultira usporavanjem rasta stope fotosinteze, njenom stagnacijom ili čak opadanjem (štetno djelovanje)

Odgovor fotosinteze na intezitet svjetla ima dvije referentne točke:

- **Točka kompenzacije** (fotosinteza = respiracija)
- **Točka zasićenja** (daljnje povećanje inteziteta svjetla nije popračeno povećanjem fotosinteze)

Efikasnost fotosinteze

- **Efikasnost fotosinteze** je postotak od energije sunčevog svjetla koje padne na listove biljaka koji se pretvori u neto proizvodnju

- Efikasnost fotosinteze iznosi maksimalno **1-2%** (u uvjetima kada voda i hranjiva nisu ograničavajući), dok je prosječna efikasnost znatno manja:
  - ŠUMSKE ZAJEDNICE 0.91 %
  - MORSKE PLANKTONSKE ZAJEDNICE 0.066 %
  - PROSJEČNA EFIKASNOST NA ZEMLJI 0.27 %

- Od preostalih 98-99% energije se najveći dio reflektira (25-75%), a preostali dio apsorbiraju molekule koje nisu pigmenti i on se pretvara u toplinu (zrači se u okoliš ili se rasipa kroz proces evaporacije)

Primarna proizvodnja je u kopnenim staništima općenito oganičena temperaturom i vlažnošću, a lokalno ovisi i o količini hranjiva u tlu

- Najviše stope primarne proizvodnje na kopnu postižu se u toplim i vlažnim staništima
- Temperatura i vlažnost spojene su u jedan jedinstveni pokazatelj koji se zove aktualna **evapotranspiracija (AET)**
- AET je ukupna količina vode koja se evaporira i transpirira sa određenog područja tijekom godine
- Godišnja AET je u pravilu pozitivno korelirana s neto primarnom proizvodnjom u kopnenim staništima
- Značajne varijacije primarne proizvodnje u kopnenim staništima proizlaze iz plodnosti tla

Efikasnost transpiracije kod kopnenih biljaka stavlja u odnos neto proizvodnju i raspoloživost vodom

- Kopnene biljke kroz puči (stome) na listovima vrše izmjenu plinova, ali kroz njih se istovremeno događa i transpiracija, što je za biljku gubitak vode
- U uvjetima oskudice s vodom, biljke zatvaraju puči čime se sprječava i uzimanje CO_2, pa se fotosinteza usporava ili potpuno zaustavlja
- Dakle, stopa fotosinteze ovisi o toleranciji biljke na gubitak vode, raspoloživosti vlage u tlu, te o utjecaju temperature i sunčevog zračenja na stopu transpiracije
- **Efikasnost transpiracije** je omjer između neto proizvodnje i transpiracije (pokazatelj otpornosti biljaka na sušu). Kod većine biljaka ona je manja od 2 grama po 1 kg vode, dok kod biljaka otpornih na sušu iznosi oko 4 g po 1 kg transpirirane vode

U mnogim staništima količina hranjiva u tlu ograničava primarnu proizvodnju

Primarna proizvodnja je u vodenim staništima ograničena na eufotički sloj

- Primarna proizvodnja se u moru događa u relativno tankom površinskom sloju u kojem ima dovoljno svjetla (najviše do 200 m dubine)
- U priobalnim područjima točka kompenzacije može biti na znatno manjoj dubini (ispod 20 m)

Primarna proizvodnja je u vodenim staništima općenito određena raspoloživošću hranjivih soli

- Pozitivan odnos između količine hranjivih soli i primarne proizvodnje u vodenim staništima jedan je od najbolje dokumentiranih obrazaca u biosferi
- Najčešće, u slatkovodnim ekosistemima primarnu proizvodnju ograničava fosfor, a u morskim ekosistemima dušik

Usporedba primarne proizvodnje u različitim kopnenim i vodenim ekosistemima

- Proizvodnja otvorenih oceana je usporediva s pustinjama na kopnu i iznosi 1/10 ili manje u odnosu na primarnu proizvodnju šuma umjerenih područja (plava boja oceana je boja siromaštva)
- Najproduktivnija morska staništa su estuarska područja, slane močvare i područja upwellinga, gdje je proizvodnja usporediva s najproduktivnijim kopnenim staništima (npr. tropske kišne šume)
- Primarna proizvodnja u slatkim vodama usporediva je s morskim staništima, a najveća je u rijekama, plitkim jezerima i barama, a najmanja u čistim potocima i dubokim jezerima

Sekundarna proizvodnja – Proizvodnja konzumenata (potrošača): herbivori, karnivori, detrivori

- Heterotrofni organizmi koriste organske molekule i kao izvor energije i kao izvor ugljika, te u potpunosti ovise o ugljiku i energiji koju su fiksirali autotrofi
- Heterotrofi uključuju tri glavne skupine organizama:
  - **HERBIVORI** – organizmi koji jedu biljke
  - **KARNIVORI** – organizmi koji jedu životinje
  - **DETRIVORI** – organizmi koji jedu neživu organsku tvar (većinom ostatke biljaka)
- Ove tri skupine heterotrofa imaju bitno različite trofičke (hranidbene) probleme

DINAMIKA PROTOKA ENERGIJE KROZ EKOSISTEM

1. **Ekološka efikasnost**
2. **Brzina prijenosa energije**

Ekološka efiksnost

Ekološka efikasnost ili efikasnost hranidbenog lanca je postotak energije koji s prenese s jedne trofičke razine na drugu. Ta vrijednost se u pravilu kreće u rasponu od 5-20%

Ekološka efikasnost određuje dinamiku gibanja energije duž hranidbenog lanca

Podjela energije unutar pojedine veze u hranidbenom lancu

POJEDENO → ASIMILIRANO → RAST I RAZMNOŽAVANJE → NA RASPOLAGANJU SLJEDEĆOJ TROFIČKOJ RAZINI

Gubici: ono što nije asimilirano, defekacija, ekskrecija i smrt (NIJE IZGUBLJENO ZA ZAJEDNICU JER JE NA RASPOLAGANJU DETRIVORIMA); respiracija (ENERGIJA IZGUBLJENA U OBLIKU TOPLINE – IZGUBLJENA ZA ZAJEDNICU

Ekološka efikasnost određena je **efikasnošću asimilacije hrane** i **efikasnošću proizvodnje vlastite biomase (rast + razmnožavanje)**

Efikasnost asimilacije i proizvodnje varira kod različitih skupina organizama

- **Efikasnost asimilacije:**
  1. HERBIVORI
  - Efikasnost asimilacije kod herbivora ovisi o hranjivoj vrijednosti biljne hrane i udjelu neprobavljivih dijelova (lignin, celuloza itd)
  - Efikasnost asimilacije kod herbivora koji se hrane sjemenkama iznosi 80%, mladom vegetacijom 60-70%, grmljem i žilavijom travom 30-40%, raspadnutim drvom (npr. stonoga) 15%

  2. KARNIVORI
  - Životinjska je hrana daleko probavljivija od biljne, pa je efikasnost asimilacije kod karnivora u pravilu znatno veća u odnosu na herbivore i iznosi od 60-90%
  - Kod insektivora (kukcojeda) je efikasnost asimilacije manja (60-80%) u odnosu na druge karnivore (oko 90%), budući da neprobavljivi egzoskelet kod kukaca čini značajnu proporciju njihove ukupne biomase

- **Efikasnost proizvodnje:**
  1. BILJKE
  - Efikasnost neto proizvodnje kod biljaka varira između 30 i 85% u ovisnosti o staništu i formi rasta
  - Prema nižim geografskim širinama respiracija raste relativno prema fotosintezi pa efikasnost proizvodnje opada. Dok kod biljaka umjerenih područja iznosi 75-85%, kod sličnih biljaka tropskih područja iznosi 40-60%

  2. ŽIVOTINJE
  - Efikasnost proizvodnje kod životinja značajno se razlikuje između ektoterma i endoterma, a također ovisi i o aktivnosti životinje
  - Kod endotermnih životinja rijetko prelazi 5% (kod nekih je ptica < od 1%), kod ektotermnih kralježnjaka iznosi oko 10%, kod kukaca 5-15%, dok kod vodenih bezkralježnjaka iznosi preko 30% (kod nekih i do 75%)

Duljina hranidbenih lanaca ograničena je ekološkom efikasnošću

Herbivorni i detrivorni lanci prehrane

Brzina prijenosa energije: Pokazatelj dinamike protoka energije kroz ekosistem

- Drugi pokazatelj dinamike protoka energije kroz ekosistem, pored ekološke efikasnosti, je brzina protoka energije
- Brzina prijenosa energije se često izražava kroz njenu inverznu vrijednost: **vrijeme zadržavanja (residence time; transit time)**

Vrijeme zadržavanja = Biomasa/Neto produktivnost

Brzina prijenosa energije kroz hranidbene lance može se pratiti radioaktivnim obilježivačima (tracerima)

Prijenos i akumulacija energije opisuju strukturu i funkcioniranje ekosistema

- Protok energije i efikasnost tog protoka ukazuju na određene aspekte strukture ekosistema:

  - 1. BROJ TROFIČKIH RAZINA
  - 2. RELATIVNA VAŽNOST HERBIVORNOG I DETRIVORNOG LANCA PREHRANE
  - 3. STANJE RAVNOTEŽE IZMEĐU BIOMASE I AKUMULIRANOG DETRITUSA
  - 4. BRZINA OBRTANJE (TURNOVER) ORGANSKE TVARI

U EKOSISTEMU

Autohtoni i alohtoni izvor energije

- **Autohtoni izvor energije –** energije koja se stvara unutar sustava (fotosinteza)
  - U velikim rijekama, jezerima i većini morskih sustava dominira autohtona proizvodnja
- **Alohtoni izvor energije –** energija koja dolazi izvan sustava
  - U malim rijekama, potocima, estuarskim i nekim obalnim područjima dominira alohtona proizvodnja (proizvodnja koja se temelji na alohtonom inputu hranjiva)

Analizom energetskog buđeta velikog broja vodenih ekosistema Kozlovski (1968) je zaključio:

1. **Efikasnost asimilacije raste prema višim trofičkim razinama**
2. **Efikasnost neto i bruto proizvodnje opada prema višim trofičkim razinama**
3. **Ekološka efikasnost ostaje konstantna duž hranidbenog lanca i iznosi u prosjeku oko 10%**

4. KRUŽENJE ELEMENATA U EKOSISTEMU

Elementi u prirodi kruže između organizama i fizičkog okoliša i pri tome doživljavaju kemijske transformacije

Kruženje elemenata u ekosistemu

- Svaki element slijedi jedinstveni put kruženja koji je određen njegovim specifičnim kemijskim transformacijama
- Živi sustavi transformiraju elemente i njihove spojeve s ciljem pribavljanja hranjiva i energije
- Gledano kroz duže razdoblje, procesi koji transformiraju elemente iz jedne forme u drugu moraju biti uravnoteženi s procesima koji ih vračaju u prvobitnu formu
- Ipak, ciklusi elemenata mogu ponekad postati neuravnoteženi, pa se elementi akumuliraju ili uklanjaju iz sustava
  - Akumulacija ugljena , treseta i nafte (anaerobni uvjeti su usporili njihovu razgradnju)
  - Ispiranje hranjiva (kroz procese erozije) koja su se godinama akumulirala

Oksidacijsko-redukcijski (redoks) potencijal sustava ukazuje na njegovu energetsku razinu

- Kemijska energija nekog spoja definirana je njegovom sposobnošću da reducira drugi spoj, ili obrnuto, sposobnošću da bude oksidiran
- **OKSIDANS** je supstanca koja prihvaća elektrone (npr. O_2, NO_3^-). Da bi se reducirao oksidans mora primiti energiju
- **REDUCENS** je supstanca koja predaje elektrone (npr. H_2, organski-C). Da bi se oksidirao reducens mora osloboditi energiju

U kemijskim reakcijama atom je oksidiran onda kada predaje elektron drugom atomu, koji prihvaćanjem elektrona postaje reduciran

Relativna snaga oksidansa i reducensa izražava se preko njihovog električnog potencijala (Eh) (raspoloživost elektrona)

Gibanje mnogih elemenata kroz ekosistem paralelno je s protokom energije
Ciklus ugljika je najbliže povezan s protokom energije u ekosistemu

- **Kruženje ugljika u vodenim i kopnenim sustavima uključuje tri glavne grupe procesa:**
  - 1. Asimilacijske i disimilacijske redoks reakcije ugljika u procesima fotosinteze i respiracije (svake godine na Zemlji u takve reakcije ulazi oko 10^{17}g (10^{11} tona) ugljika
  - 2. Fizikalne izmjene CO_2 između atmosfere i hidrosfere (CO_2 se lako otapa u vodi pa oceani sadrže oko 50 puta veću koncentraciju CO_2 od atmosfere)
  - 3. Otapanje i precipitacija (taloženje) ugljikovih spojeva kao sedimenata (najznačajniji su vapnenac i dolomit). Najveći dio ugljika u ekosistemima je pohranjen u sedimentnim stijenama

Izmjene CO_2 između atmosfere i hidrosfere

- Dinamika protoka CO_2 na granici između zraka i vode kontrolirana je fizikalnim i biološkim procesima
- Vjetrovi iznad oceanske površine stvaraju situaciju u kojoj je parcijalni tlak CO_2 u zraku u ravnoteži s tlakom neposredno ispod površine
- Primarna proizvodnja koja troši CO_2 smanjuje njegovu koncentraciju u površinskom sloju i omogućava protok CO_2 iz zraka u vodu (fenomen poznat kao **biološka pumpa**)
- Visoke geografske širine karakterizira hladna voda (topljivost CO_2 je dva puta veća na 0^oC nego na 20^oC), te poniranje hladne i guste vode (downwelling) koja brzo odnosi CO_2 iz površinskih slojeva

Otapanje i precipitacija ugljikovih spojeva

- U vodenim sustavima se otapanje i taloženje događa za oko dva reda veličine sporije od asimilacije i disimilacije, pa su ovi procesi relativno beznačajni za kratkoročno kruženje ugljika u ekosistemu
- Kada se CO_2 otopi u vodi on formira ugljičnu kiselinu:

$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3$$

- Ugljična kiselina vrlo lako disocira u bikarbonatne i karbonatne ione:

$$H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$$
$$HCO_3^- \leftrightarrow H^+ + CO_3^{2-}$$

Otapanje i precipitacija ugljikovih spojeva

- Kada je prisutan kalcij on također održava ravnotežu s karbonatnim i bikarbonatnim ionima:

$$CaCO_3 \leftrightarrow Ca^{2+} + CO_3^{2-}$$

- U morskom okolišu (gdje je ph blizu neutralnog) karbonatni sustav ima ukupnu ravnotežu:

$$CaCO_3(\text{netopljiv}) + CO_2 + H_2O \leftrightarrow Ca(HCO_3)_2\ (\text{topljiv})$$

Kopnene biljke kao potencijalno spremište za "višak" CO_2

Uloga tla u globalnom ciklusu ugljika

- Glavni izvor organskog ugljika u tlu su uginuli biljni ostaci
- Ukupna količina organskog ugljika u tlu procjenjuje se na 1.456×10^9 tona, pri čemu vlažna tla sadrže više organskog ugljika od suhih tala
- Razgradnja organskog materijala u tlu, koja se najbrže odvija u površinskom sloju tla, ima za posljedicu oslobađanje CO_2 u u prostore između čestica tla, te konačno u atmosferu
- Respiracija biljnog korjenja i mikroorganizama u tlu također oslobađa CO_2
- Efekt globalnog zatopljenja na oslobađanje CO_2 iz tla još nije dovoljno istražen

Ciklus dušika

- Ciklus dušika se sastoji od 5 odvojenih reakcija transformacije dušika koje su povezane u ciklus:
  - **1. ASIMILACIJA DUŠIKA** – konverzija NH_3 u organski dušik i biomasu
  - **2. AMONIFIKACIJA** – proces u kojem se organski spojevi dušika transformiraju do NH_3 ili NH_4^+
  - **3. NITRIFIKACIJA** – oksidacija NH_4^+ u NO_2^- (nitrit) i NO_3^- (nitrat)
  - **4. DENITRIFIKACIJA** – redukcija NO_3^- u N_2O ili N_2 s NO_2^- ili NO kao međuproduktima. Ova se redukcija obično događa u anaerobnim uvjetima
  - **5. FIKSACIJA**

- Kvantitativno najzančajniji put protoka dušika slijedi ovaj ciklus:

nitrat → organski-N → amonijak → nitrit → nitrat

Ciklus fosfora

- Fosfor je glavni konstitutivni element u nukleinskim kiselinama i staničnoj membrani, a važan je element u kostima
- Jedan je od ograničavajućih faktora za primarnu proizvodnju u vodenim ekosistemima
- Biljke ga asimiliraju u formi fosfata (PO_4^{3-})
- Ciklus fosfora je manje složen od ciklusa dušika
- Mikroorganizmi imaju sposobnost oslobađanja fosfata:
  - **1. FOSFOMINERALIZATORI** – oslobađaju fosfate iz organskih spojeva fosfora
  - **2. FOSFOMOBILIZATORI** – oslobađaju fosfor iz anorganskih spojeva (npr. iz kalcijevog fosfata)

Ciklus sumpora

- Sumpor je važna komponenta aminokiselina *cistein* i *metionin*
- Ima brojna oksidacijska stanja i složen ciklus
- Sulfatni ion (SO_4^{2-}) je najznačajniji anion u kišnici, a također je i jedan od najznačajnijih aniona u moru
- Mnoge bakterije mogu osloboditi sumporovodik (H_2S) iz aminokiselina, što je također važan izvor sumpora za organizme
- Morski sedimenti mogu sadržavati značajne koncentracije reduciranih organskih spojeva sumpora (npr. sulfidi, S^{2-})

Redukcija sumpora

- **ASIMILACIJSKA REDUKCIJA** – ima za cilj unošenje sumpora u stanicu
- **DISIMILACIJSKA REDUKCIJA** – ima za cilj dobivanje energije (sumpor nije potreban)
- Neke bakterije sudjeluju u redukciji sulfata u **anoksičnim** uvjetima ($SO_4^{2-} \rightarrow S^{2-}$) (npr. *Desulfovibrio, Desulfomonas*)
- Reducirane forme sumpora koriste **kemotrofne** bakterije (npr. *Thiobacillus*)
- Neke fotoautotrofne bakterije (npr. purpurne i zelene sumporne bakterije) koriste reducirani sumpor kao redukcijski agens ($S^{2-} \rightarrow S^o + 2e^-$); sumpor ima ulogu atoma kisika u H_2O kao elektron donora

Ciklusi elemenata su međusobno povezani kroz složene interakcije

- Ciklusi elemenata nisu izolirani jedni od drugih već su međusobno povezani na više različitih razina
- Asimilacijske i disimilacijske reakcije ugljika u fotosintezi i respiraciji povezuju cikluse ugljika i kisika
- Primarna proizvodnja u oceanima pod utjecajem je omjera između dušika i fosfora kod fitoplanktona, čime se ciklus ugljika povezuje s ciklusima dušika i fosfora
- Pristupačnost fosfora u slatkovodnim sustavima povezana je s indirektnim utjecajem nitrata na cikluse željeza i kisika u sedimentu na dnu (pod anoksičnim uvjetima u vodenim sedimentima fosfor je topljiv kada je željezo reducirano iz forme Fe^{3+} u Fe^{2+}, zbog toga što željezo tada rađe formira sulfide nego fosfatne spojeve)

Biljke i životinje mogu značajno utjecati na raspodjelu i kruženje hranjiva u ekosistemu

5. REGENERACIJA HRANJIVA U EKOSISTEMIMA

Regeneracija hranjiva u kopnenim i morskim ekosistemima

- Da bi se mogla održati proizvodnja kakvu nalazimo u pojedinim ekosistemima, hranjiva moraju biti regenerirana unutar sustava (stopa dotoka hranjiva izvan sustava u pravilu nije dovoljna za danu proizvodnju)
- Regeneracija hranjiva u forme prikladne za njihovu ponovnu asimilaciju predstavlja ključ razumijevanja regulacije funkcioniranja ekosistema
- Iako su kemijske i biokemijske transformacije koje su uključene u proces regeneracije u osnovi iste, procesi razgradnje se razlikuju između kopnenih i vodenih sustava:
  - U kopnenim sustavima većina hranjiva kruži kroz detritus u površinskom dijelu tla
  - U većini vodenih sustava sediment je isključivi izvor regeneriranih hranjiva

Procesi regeneracije hranjiva u kopnenim ekosistemima događaju se u tlu

- Tlo je medij koji okružuje neizmjenjene prvobitne stijene na površini Zemlje. Tlo uključuje minerale koji vode porijeklo od prvobitnih stijena, izmijenjene minerale koji se iznova formiraju u zoni trošenja stijena, organski materijal kojeg stvaraju biljke, zrak i vodu u porama, živo korjenje biljaka, mikroorganizme, te veće organizme kojima je tlo stanište u kojem žive (brojni člankonošci)
- Karakteristike tla određuju slijedeći faktori: klima, karakteristike prvobitne stijene, vegetacija, lokalna topografija, te starost tla
- Tla su dinamički sustavi koji se neprestano mijenjaju i nalaze se u stanju stalnog protoka (novi materijali u tlo dolaze putem oborina, uginulih dijelova vegetacije, trošenjem stijena, dok podzemne vode odnose materijal iz tla)
- Dubina tla ovisi o brzini trošenja prvobitnih stijena (veća je gdje je erozija putem oborina velika), te o dotoku materijala (npr. nanosi mulja putem rijeka)

Profil tla ukazuje na to da se faktori koji sudjeluju u formiranju tla mijenjaju s dubinom

Temeljni horizonti tla

Trošenje stijena je fizikalni i kemijski proces razgradnje stijena koji se događa u blizini površine zemlje

- Trošenje stijena se događa jedino tamo gdje površinska voda prodire u tlo
- Višestruko smrzavanje i otapanje vode u pukotinama razbija stijene u manje dijelove, čime se povećava površina stijene koja je izložena djelovanju kemijskih faktora
- Početak kemijskog djelovanja događa se kada voda otapa neke od najtopljivijih minerala (npr. NaCl i $CaSO_4$), dok se neki drugi spojevi otapaju znatno sporije (npr. oksidi titana, aluminija, željeza i silicija)
- Ključ za trošenje stijena je premještanje određenih elemenata u mineralima (kalcij,magnezije, natrij, kalij) nakon čega slijedi reorganizacija preostalih oksida aliminija, željeza i silicija u nove minerale

Većina hranjiva u kopnenim sustavima kruži kroz detritus

- Vulkanske stijene kao što su granit i bazalt ne sadrže ništa dušika, svega 0.3% fosfata, te 0.1% sulfata. Dakle, trošenjem se u tlo dodaje vrlo malo ovih hranjiva (inputi putem precipitacije i fiksacije dušika su također mali), pa proizvodnja biljaka ovisi o brzoj regeneraciji hranjiva iz detritusa
- U kopnenim ekosistemima, u kojima dominira detrivorni lanac prehrane, detritusa ima posvuda
- Regeneracija hranjiva iz detritusa događa se kroz aktivnosti različitih skupina organizama koji se hrane detritusom (kolutičavci, puževi, kukci, bakterije, gljive)

Razgradnja biljnih ostataka

- Razgradnja biljnih ostataka događa se kroz tri procesa:
  - 1. Otjecanje otopljenih minerala i malih organskih spojeva s vodom (oko 10-30% supstanci se otapa u hladnoj vodi te se ukloni ispiranjem; soli, šećeri, aminokiseline)
  - 2. Konzumacija od strane većih konzumenata (stonoge, gujavice, kukci, puževi)
  - 3. Razgradnja putem gljivica i konačna mineralizacija putem bakterija
- Brzina razgradnje ovisi o temperaturi, vlažnosti i sastavu biljnih tkiva

Mikorize su simbiotske asocijacije gljiva s korjenjem biljaka

Hranjiva se brže regeneriraju u tropskim šumama nego u šumama umjerenog područja

- Kruženje hranjiva se razlikuje u tropskim i umjerenim ekosistemima zbog utjecaja klime na trošenje i regeneraciju detritusa
- Mnoga su tropska tla neplodna zbog malog sadržaja gline što rezultira slabim zadržavanjem hranjiva
- Međutim, većina se tropskih šuma odlikuje visokom produktivnošću zahvaljujući brzoj regeneraciji hranjiva iz detritusa pod toplim i vlažnim uvjetima, brzom uzimanju hranjiva iz površinskih slojeva, te efikasnom zadržavanju hranjiva od strane biljaka
- U tropskim šumama, čija su tla vrlo siromašna hranjivima, većina se hranjiva nalazi u živoj biomasi, a njihova asimilacija i regeneracija se događa vrlo brzo

Regeneracija hranjiva u vodenim ekosistemima

- Sedimenti u vodenim ekosistemima se mogu usporediti sa slojem detritusa u tlu u kopnenim ekosistemima. Ipak, između njih postoje dvije značajne razlike:
  - 1. Regeneracija hranjiva iz detritusa u tlu se događa u blizini biljnog korjenja, dok vodene biljke asimiliraju hranjiva iz vode i to u fotičkoj zoni koja je često vrlo udaljena od sedimenta
  - 2. Razgradnja kopnenog detritusa se odvija aerobno (dakle brzo), dok su vodeni sedimenti često anoksični, što usporava većinu biokemijskih transformacija

- U vodenim ekosistemima proizvodnja ovisi o brzini asimilacije regeneriranih hranjiva unutar fotičke zone (biljke asimiliraju regenerirani dušik vrlo brzo, pogotovo u hranjivima siromašnim vodama)
- Održavanje visoke proizvodnje ovisi o blizini sedimenta fotičkoj zoni, ili o jakoj izmjeni između pridnenih i površinskih slojeva, ako ne stalnoj onda barem povremenoj
  U plitkim vodama sediment igra značajnu ulogu u regeneraciji hranjiva

Temperaturna stratifikacija spriječava vertikalno miješanje vode u vodenim ekosistemima

- Vertikalno miješanje vode je neophodno za dovođenje regeneriranih hranjiva iz sedimanta u površinske vode (fotičku zonu) u kojima se događa primarna proizvodnja
- Vertikalno miješanje vodenog stupca može biti posljedica:
  - 1. Vjetra koji uzrokuje turbulentno miješanje plitkih voda
  - 2. Hlađenja površinskog sloja vode (termalna konvekcija)
  - 3. Evaporacije u morskim ekosistemima koja nadilazi dotok slatke vode (halina konvekcija)

Sezonski ciklus stratifikacije vodenog stupca utječe na proizvodnju fitoplanktona u jezerima i morima na srednjim geografskim širinama (termalna stratifikacija je slabo ili nikako izražena na visokim i niskim geografskim širinama)

U neproduktivnim otvorenim vodama (mora i jezera) mikroorganizmi dominiraju u hranidebnoj mreži i kruženju hranjiva

Regeneracija hranjiva u hipolimnionu (dio vodenog stupca u jezerima ispod termokline) ovisi o koncentraciji kisika

- Tijekom razdoblja stratifikacije bakterijska stratifikacija troši kisik, pa ukoliko ima dosta organske tvari voda može postati anoksična
- U anoksičnim uvjetima mnogi elementi kao dušik, željezo ili mangan prelaze u reducirane forme (reducirano željezo postaje topljivo te ulazi u vodeni stupac)

U rijekama i potocima regeneracija hranjiva je pod utjecajem gibanja vode

- U rijekama se organski materijal ponekad vrlo brzo transportira nizvodno (hranjiva regenerirana na jednom mjestu mogu biti asimilirana na drugom)

- Kod rijeka i potoka je input organskog materijala većim dijelom alohtonog nego autohtonog porijekla (uglavnom dolazi s kopna)
- U gornjim tokovima se radi o **krupnoj partikuliranoj organskoj tvari (CPOM)** (čestice veće od 1mm), koja se nizvodno razgradnjom pretvara u **finu partikuliranu organsku tvar (FPOM),** te konačno u **otopljenu organsku tvar (DOM)**

Spiralno gibanje hranjiva u rijekama

Estuariji i slane močvare mogu biti regeneratori hranjiva za morske ekosisteme

IV. EKOLOGIJA POPULACIJA

- **Struktura populacija**
- **Dinamika populacija**
- **Strategije u produženju vrste (Life history)**

1. STRUKTURA POPULACIJA

- **Genetička struktura populacija**
- **Prostorna struktura populacija**
- **Dobna (uzrasna ili starosna) struktura populacija**

1.1. Genetička struktura populacija

- Jedinke u populaciji pokazuju **fenotipske** i **genotipske** varijacije i to čini značajan aspekt strukture populacija
- Distribucija genetičkih varijacija između jedinki u populaciji ili između djelova populacije (**subpopulacije**) čini genetičku strukturu populacija
- Genetičku strukturu populacija karakterizira specifična učestalost (frekvencija) određenih tipova značajki, odnosno gena i njihovih **alela** (suparničkih gena za određeni lokus na kromosomu) koji upravljaju razvitkom tih značajki. Genetičku strukturu populacija također karakterizira i specifična učestalost pojedinih tipova kromosoma.
- Temelj genetičke strukture populacija čini raznolikost (**polimorfizam, heterozigotnost**) i distribucija alela u populaciji

Genetička ravnoteža populacije određena je Hardy-Weinbergovim modelom ravnoteže
Prema Hardy-Weinbergovom modelu ravnoteže, frekvencija genotipova u populaciji u kojoj se parenje odvija po principu slučajnosti biti će jednaka $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, gdje su p i q frekvencije dvaju alela

Male populacije i genetički drift

- **Genetički drift** je proces slučajnih promjena u frekvencijama alela u populacijama, pogotovo malim populacijama
- Kada je broj jedinki u populaciji mali, slučajnost može biti odlučujući faktor koji će odrediti koji će aleli u populaciji biti češći, a koji rjeđi
- U malim je populacijama zbog genetičkog drifta vjerojatnost nestanka svakog mutantnog alela vrlo velika

Usko grlo (bottleneck) genetičke raznolikosti

1.2. Prostorna struktura populacija

- Prostorna struktura populacija uključuje tri glavna elementa:
  - 1. **Distribucija** (rasprostranjenost) – definira granice unutar kojih populacija egzistira (areal), tj. geografski i ekološki raspon rasprostranjenja
  - 2. **Disperzija** (raspršenost) – definira raspored jedinki u prostoru u odnosu jedne prema drugoj
  - 3. **Gustoća** (koncentriranost jedinki) – izražava broj jedinki (ili biomasu) po jedinici prostora (volumena)

Geografska distribucija populacija

- Malo je okoliša na Zemlji u kojima nema živih organizama, ali isto tako ne postoji nijedna vrsta koja može tolerirati sve okoliše na Zemlji
- S obzirom da su za svaku vrstu na Zemlji neki okoliši previše topli, neki previše hladni, neki previše slani itd., možemo kazati da je fizički okoliš taj koji ograničava geografsku distribuciju vrsta

- **Areal** – geografski definirane granice rasprostranjenja neke populacije ili vrste
- **Areal aktivnosti** – geografsko područje u kojem organizmi obavljaju sve svoje životne aktivnosti (uključuje područja u koja organizmi migriraju radi prehrane i parenja)

Disperzija jedinki u populaciji
- **Tipovi disperzije:**
  - Grupna (hrpičasta disperzija) – najčešća u prirodi
  - Slučajna disperzija
  - Ravnomjerna disperzija

Određivanje tipa disperzije
- Disperzija se statistički može usporediti sa slučajnom koja je definirana Poissonovom raspodjelom
- Omjer između varijance i srednjaka
- Indeks disperzije

Gustoća populacija varira u vremenu i prostoru

Veza između veličine organizama i gustoće populacija
- Gustoća populacija u pravilu opada s veličinom (biomasom) organizama, kako biljnih tako i životinjskih

Rijetke i česte vrste
- Vrsta može biti rijetka na tri načina: (1) mali geografski raspon; (2) mali raspon staništa; (3) male lokalne populacije

Metode procjene gustoće populacije

- **I. Apsolutne metode** – imaju za cilj utvrđivanje ukupnog broja jedinki u populaciji izraženog po jedinici površine (volumena):
  - **1. Totalno prebrojavanje (cenzus)**
  - **2. Metoda probnih površina (kvadrata) ili volumena**
  - **3. Metoda obilježavanja (markiranja)**
- **II. Relativne metode –** daju relativnu brojnost ili indeks gustoće:
  - **1. Relativna brojnost (skale od 1-5 ili 1-10)**
  - **2. Indeks gustoće (metoda košenja, metoda transekta, metoda lovnih klopki, ribolovni napor itd.)**

Metoda markiranja (mark-recapture)
Lincoln-Petersonov indeks veličine populacije:

$$M/N = m/n \rightarrow N = Mn/m$$

gdje su:

N = veličina populacije
M = ulovljene i obilježene jedinke, te nakon toga puštene
n = ponovno ulovljene jedinke
m = broj obilježenih jedinki među ponovno ulovljenim

Ovaj indeks ima tendenciju precjenjivanja veličine populacije, pa je Bailey predložio slijedeću korekciju

$$N = M (n + 1)/m + 1$$

Metoda markiranja podrazumijeva određene pretpostavke

- Sve jedinke u populaciji imaju jednaku šansu da budu ulovljene
- Između markiranja i ponovnog hvatanje jedinki, populacija nije porasla uslijed pojačane reprodukcije ili imigracije
- Markirane jedinke ugibaju ili emigriraju jednakom brzinom
- Sve markice su ostale pričvršćene za organizme

Efektivna veličina populacije

- Male su populacije izložene velikom riziku od gubljenja genetičke raznolikosti kroz mehanizam genetičkog drifta, što u krajnjem slučaju ugrožava egzistenciju tih populacija
- Obična procjena veličine populacije ne pruža dovoljno informacija o tome koliko je populacija ranjiva i to zbog više mogućih razloga:
  - Sistem parenja može spriječavati pojedine jedinke da se pare
  - Jedan spol može u prosjeku proizvoditi više potomaka od drugog
  - Varijanca u proizvodnji potomaka može biti različita kod mužjaka i ženki
  - Razlike u reproduktivnom uspjehu pojedinih dobnih kategorija u populaciji mogu biti velike

Navedene se poteškoće mogu zaobići računanjem Efektivne veličine populacije (N_e)
Efektivna veličina populacije (N_e) ovisi o relativnom reproduktivnom uspjehu mužjaka i ženki, kao i o varijancama (V) tih reproduktivnih uspjeha

Problem modularnih organizama

- Mnogi organizmi imaju determiniran proces razvitka koji ih vodi od zigote do odraslog organizma koji ima određeni oblik. Pri tome se oblik odraslih organizama bitno ne mijenja, osim što se eventualno mijenja njihova veličina i biomasa (svi psi imaju 4 noge, dva oka i dva uha; svi kukci imaju 6 nogu; sve ribe imaju jedna usta itd). Takvi se organizmi zovu **unitarni organizmi** (npr. svi kralježnjaci i kukci)
- Kod mnogih drugih organizama rast se događa kroz neodređena ponavljanja jedinica koje činu strukturu njihovih organizma (npr. rast grana i lišća kod stabala; polipi kod koralja i mahovnjaka itd). Takvi su organizmi uglavnom razgranati a njihovi ogranci mogu biti neovisni u svom nastajanju i umiranju. Ovakvi se organizmi nazivaju **modularni organizmi**
- Kod modularnih organizama postoji jasan problem u određivanju njihovog broja, te stope rasta i umiranja

Teritorijalnost i prostorna struktura populacija

- Jedan od fenomena vezanih za ponašanje životinja koji utječe na prostornu strukturu populacija je **teritorijalnost**
- Teritorijalnost je oblik prostorne izolacije kada jedinka ili skupina jedinki aktivno brani svoj areal aktivnosti ili neki njegov dio **(teritorij)**
- Ovaj je oblik ponašanja vrlo rasprostranjen i nalazimo ga gotovo kod svih skupina životinja
- Obrana teritorija ima funkciju osiguravanja potrebnih resursa koje taj teritorij pruža (hrana, zaklon itd.)
- Neke su životinje teritorijalne tijekom čitavog životnog ciklusa, dok se druge, što je češće, ponašaju teritorijalno samo tijekom nekih faza svog životnog ciklusa (npr. za vrijeme parenja, ležanja na jajima, podizanja mladih itd.)
- Teritorijalnost smanjuje gustoću populacije i često vodi k ravnomjernoj disperziji jedinki

Rasprostranjenje organizama i prostorna struktura populacija

- Jedinke imaju tendenciju kretanja između populacija i takvo se kretanje obično naziva **rasprostranjenje**
- Kada govorimo u odnosu na određenu populaciju, ova kretanja jedinki možemo označiti kao **migracije**, pri čemu razlikujemo **emigraciju** (odlazak iz populacije) i **imigraciju** (dolazak u populaciju)
- Gibanje mladih jedinki od mjesta rađanja naziva se **natalno rasprostranjenje**
- Rasprostranjenje je vrlo teško direktno mjeriti, pogotovo duž velikih udaljenosti, pa se mnoge procjene rasprostranjenja rade na temelju genetičke strukture populacija
- Prva direktna mjerenja rađena su na vinskoj mušici

Tipovi migracija s obzirom na životni ciklus organizama
- Višekratne povratne migracije (godišnje, dnevne)
- Jednokratne povratne migracije
- Migracije u jednom smjeru (emigracije, imigracije)

Rasprostranjenje organizama
- Rasprostranjenje biljaka i sesilnih životinja u vodenim okolišima odvija se preko sjemenki i ličinačkih stadija. Pri tome im najčešće pomaže gibanje zraka, vode ili životinja

Brzina rasprostranjenja
- Brzina rasprostranjenja različitih vrsta sisavaca i ptica varira i do tri reda veličine, ali je općenito mala u usporedbi s brzinom rasprostranjenja pčela. Dok se pčele rasprostranjuju brzinom od oko 400 km godišnje, dotle na primjer brzina rasprostranjenja jelena iznosi svega oko nekoliko stotina metara godišnje

Rasprostranjenje u tekućicama
- Uzvodno i kompenzacijsko nizvodno strujanje **(kolonizacijski ciklus)** vrši uz reprodukciju najvažniji utjecaj na populacije u tekućicama

Izvorišne i prihvatne populacije
- Populacije iz visoko kvalitetnih staništa proizvode višak potomaka (produkcija veća od smrtnosti) (**izvorišne populacije**), koji se rasprostranjuju u manje povoljna staništa, u kojima imigracija nadoknađuje slabu produktivnost populacije (smrtnost veća od produkcije) (**prihvatne populacije**)

Matematički opis rasprostranjenja
- Pogodan pokazatelj (indeks) udaljenosti rasprostranjenja predstavlja standardna devijacija (s) normalne razdiobe udaljenosti rasprostranjenja, koja raste u direktnoj proporciji s vremenom

Primjer: Rasprostranjenje vinske mušice (Crumpacker and Williams, 1973)
Mušice su obilježene fluorescentnom bojom i zatim lovljene u lovkama smještenim (u 8 smjerova) u pravilno razmaknutim koncentričnim krugovima do udaljenosti od 351 m od točke puštanja
Nakon jednog dana rasprostranjenja prosječna standardna devijacija udaljenosti rasprostranjenja iznosila je $s_1 = 155$ m
Varijanca udaljenosti rasprostranjenja nakon 2 dana je $2s_1^2 = 2 \times 155^2 = 48.050$ m^2 = 209,2 m; nakon 4 dana = $4s_1^2 = 4 \times 155^2 = 96.100$ m^2 = 310 m; ili općenito nakon t dana = ts_1^2Ukoliko vinska mušica u prosjeku živi 23 dana, može se očekivati da će se tijekom životnog vijeka pomaknuti za oko 724 m (23 x 155^2 =524.423 m^2 = 724 m)

Veličina susjedstva
- Veličina susjedstva predstavlja indeks broja jedinki u populaciji koje su potencijalno u jakim interakcijama
- Veličina susjedstva je broj jedinki unutar kruga čiji je radijus dvostruka standardna devijacija udaljenosti rasprostranjenja (s) tijekom prosječnog reproduktivnog života jedinke
- Površina kruga radijusa r je $2\pi r^2$, pa je površina kruga radijusa r = 2s jednaka $2\pi 2s^2$ ili $4\pi s^2$

- U primjeru s vinskim mušicama površina kruga je $4\pi s^2 = 4\pi\ 155^2 = 301.907{,}8\ m^2$
- Ako znamo gustoću populacije (kod vinske mušice iznosi oko 0.38 mušica na 100 m^2, tada se veličina susjedstva može izračunati kao: GUST. POPUL. x POVRŠINA KRUGA x PROS. ŽIVOTNI VIJEK
- Dakle, za vinske mušice veličina susjedstva iznosi

$$(0.38/100\ m^2) \times (301.97{,}8\ m^2) \times (23) = 26.386{,}7 \text{ jedinki}$$

Genetička struktura populacija kao pokazatelj rasprostranjenja organizama

1.3. Dobna struktura populacija

- Dobna struktura populacije odražava reproduktivni uspjeh i preživljavanje jedinki u populaciji, kao i njihov potencijal za budući rast populacije (dobna struktura populacije je pokazatelj pravca kretanja populacije u danom trenutku)
- S obzirom na reproduktivnu aktivnost jedinki u populaciji mogu se razlikovati tri osnovne ekološke kategorije uzrasnih klasa
  - **Predreproduktivna kategorija** – jedinke u razdoblju razvitka do spolne zrelosti
  - **Reproduktivna kategorija** – jedinke u razdoblju spolne zrelosti
  - **Postreproduktivna kategorija** – jedinke u razdoblju od gubitka sposobnosti reprodukcije do smrti
- Relativno trajanje ovih faza vrlo je različito kod različitih vrsta

Dobne (uzrasne) piramide

- Shematski prikaz osnovnih tipova dobne strukture populacije
- Tipovi uzrasnih piramida:
  - Rastuće populacije
  - Stacionarne (stabilne) populacije
  - Opadajuće populacije

Dva bitna elementa koja određuju dobnu strukturu populacije su fekunditet i mortalitet/preživljavanje

- **Fekunditet**
  - Proizvodnja novih jedinki u populaciji (faktor rasta populacije)
  - **Stopa fekunditeta (rađanja)** – proizvodnja novih jedinki u populaciji po jedinici vremena ($B = \Delta N/\Delta t$); ili izražena po jedinki ($b = \Delta N/N\Delta t$), koja se najčešće izražava u postocima ili promilima
  - **Specifična stopa fekunditeta** – prikazana samo za određenu dobnu kategoriju ili spol (u pravilu ženski spol)
  - **Fiziološki (apsolutni; maksimalni) fekunditet** – fiziološki maksimalno moguća proizvodnja novih jedinki (**reprodukcijski potencijal**)
  - **Ekološki (parcijalni ili ostvareni) fekunditet** – proizvodnja novih jedinki u danim ekološkim uvjetima

- **Mortalitet (smrtnost)**
  - Pojava suprotna fekunditetu (faktor smanjenja populacije)
  - **Stopa mortaliteta** – Broj uginulih jedinki u populaciji u jedinici vremena ($D = -\Delta N/\Delta t$); ili izražena po jedinki ($d = -\Delta N/N\Delta t$), koja se najčešće izražava u postocima ili promilima
  - **Opća stopa mortaliteta** – odnosi se na cijelu populaciju
  - **Specifična stopa mortaliteta** – prikazana samo za određenu dobnu kategoriju ili spol
  - **Fiziološki (minimalni) mortalitet** – smrtnost uslijed fiziološke starosti
  - **Ekološki (ostvareni) mortalitet** – smrtnost ostvarena u danim ekološkim uvjetima
  - **Prividni mortalitet –** smrtnost na jednom razvojnom stadiju ili jedne dobne kategorije (smrtnost je različita na različitim razvojnim stadijima organizama, npr. jaja, ličinke, odrasli; kao i kod različitih dobnih kategorija)
  - **Ukupni (stvarni) mortalitet** – smrtnost izražena u odnosu na početnu veličinu populacije

Pri visokom ukupnom mortalitetu, čak i njegova vrlo mala variranja mogu imati značajne posljedice; dakle, relativni značaj jednog faktora mortaliteta za kretanje populacije ovisi o razini ukupnog mortaliteta na kojoj taj faktor djeluje

- **Preživljavanje**
  - Tijekom jednog vremenskog intervala (od vremena t do vremena t+1) pojedini organizam može uginuti ili ostati na životu. Prema tome vrijedi:

    Stopa preživljavanja + stopa mortaliteta = 1

  - Stopa preživljavanja se može izraziti kao omjer između broja jedinki u jednoj jedinici vremena i broja jedinki u prethodnoj jedinici vremena (konačna ili intervalna stopa preživljavanja):

    $$s = N_1/N_0$$

    ili općenitije napisano:

    $$s = N_t/N_{t-1}$$

Tablica života: Zbir podataka koji uključuje dobno-specifične stope fekunditeta (rađanja), mortaliteta i preživljavanja

- Stope fekunditeta i mortaliteta odnosno preživljavanja u pravilu se značajno mijenjaju sa starošću, pa ih je potrebno izraziti posebno za svaku dobnu kategoriju (takve stope se nazivaju **dobno-specifične**)
- Zbir takvih podataka naziva se **tablica života**
- Vrlo često se tablice života u cijelosti temelje na ženkama (to može biti problem samo kod onih vrsta kod kojih je omjer spolova jako iskrivljen)

Varijable u tablici života:

x - Dobna kategorija
n_x - Broj jedinki koji je preživio do početka dobne kategorije x
d_x - Broj jedinki koji je uginuo u intervalu između x i x+1
l_x - Preživljavanje novorođenih jedinki do dobi x ($l_x = \Pi s_i$)
s_x - Proporcija jedinki dobi x koje prežive do dobi x+1
q_x -Proporcija jedinki dobi x koje uginu u razdoblju do dobi x+1
k_x -Eksponencijalna stopa mortaliteta između dobi x i x+1 ($-\ln s_x$)
e_x -Očekivano trajanje života jedinki dobi x; $e_x = 1/l_x \, \Sigma(i-x)(l_i - l_{i+1})$
b_x - Stopa fekunditeta u dobi x

Tipovi tablica života:

- **Dinamična, kohortna ili dobno specifična tablica života** - prati jednu skupinu organizama rođenih istovremeno sve do smrti posljednje od njih
- **Statična ili vremenski specifična tablica života -** temelji se na dobnoj strukturi populacije u određenom vremenu

Krivulja preživljavanja/mortaliteta

- Krivulje preživljavanja/mortaliteta prikazuju ovisnost stope preživljavanja/mortaliteta o starosti jedinki u populaciji
- Krivulje preživljavanja se obično kreiraju na način da se na os y nanose vrijednosti l_x ili n_x a na os x dob. Vrijednosti na osi y se vrlo često logaritmiraju kako bi bilo moguće praviti usporedbe između različitih vrsta ili studija (logaritamska transformacija vrijednosti na osi y standardizira krivulje preživljavanja i čini ih usporedivim)
- Krivulje mortaliteta se obično konstruiraju na način da se na os y nanesu vrijednosti q_x ili k_x, a na os x dob

Tipovi krivulja preživljavanja:
- **Tip I** – preživljavanje mladih jedinki je veliko, a većina mortaliteta se događa kod starijih jedinki
- **Tip II** – preživljavanje je podjednako bez obzira na starost jedinki (stopa mortaliteta je konstantna tijekom života)
- **Tip III** – stopa smrtnosti je najveća kod mladih jedinki, dok nakon određene starosti stopa mortaliteta postaje znatno manja

2. DINAMIKA POPULACIJA

- **Rast populacija**
- **Fluktuacije i cikličko kretanje populacija**
- **Metapopulacije**

2.1. Rast populacija

Tipovi populacijskih modela:

I. Kada se reprodukcija događa:
   1. Periodička (sezonska) reprodukcija
   2. Kontinuirana reprodukcija

II. Da li se generacije preklapaju:
   1. Generacije se preklapaju
   2. Generacije se ne preklapaju

Rast populacija: neograničeni i ograničeni (regulirani) rast populacija

Veličina populacije može biti dominantno regulirana:
1.Faktorima koji **nisu ovisni o gustoći** (povećanjem gustoće populacije utjecaj ovih faktora se ne mijenja) – klimatski faktori, edafski faktori, atmosfersko vrijeme, prirodne katastrofe (poplave, potresi, požari, vulkanske erupcije)
2.Faktorima koji su **ovisni o gustoći** (povećanjem gustoće populacije njihov se utjecaj povećava) – resursi (hrana, voda, prostor), predacija, kompeticija

U povoljnim i predvidljivim staništima veličina populacije je dominantno određena faktorima koji su ovisni o gustoći
U nepovoljnim i nepredvidljivim staništima veličina populacije je dominantno određena faktorima koji nisu ovisni o gustoći

Neograničeni rast populacija (rast koji nije ovisan o gustoći populacije)

- Pod pojmom neograničenog rasta populacije podrazumijeva se rast populacije koji nije ograničen hranom, prostorom niti bilo kojim drugim životnim resursom; dakle, rast koji nije ovisan o gustoći populacije
- Rast kod kojeg se individualna stopa fekunditeta ne mijenja s veličinom populacije, a populacija raste to brže što je veća (veći se broj jedinki reproducira) naziva se **eksponencijalni rast**
- Eksponencijalni rast populacija koje se reproduciraju periodički (u odjeljenim vremenskim intervalima) obično se naziva **geometrijski rast**

Vremenski odjeljeni (skokoviti) eksponencijalni rast (geometrijski rast)

$N_0 = 10$

$N_1 = 20$

$N_1/N_0 = 20/10 = 2 = \lambda \rightarrow$ geometrijska ili konačna stopa rasta

$N_1 = N_0 \lambda$

$N_2 = N_1 \lambda = (N_0 \lambda) \lambda = N_0 \lambda^2$

$N_3 = N_2 \lambda = (N_0 \lambda^2) \lambda = N_0 \lambda^3$

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

N_0 = početna veličina populacije
N_t = veličina populacije nakon t vremenskih jedinica
λ = geometrijska stopa rasta
t = broj vremenskih intervala

Vremenski kontinuirani eksponencijalni rast

$$dN/dt = rN$$

dN/dt – brzina promjene veličine populacije
dN – promjena veličine populacije
dt – promjena vremena
N – veličina populacije (broj jedinki u populaciji)
r – individualna eksponencijalna stopa rasta ili trenutačna stopa rasta

Individualni doprinos rastu populacije predstavlja razliku između stope fekunditeta ("rađanja") (**b**) i stope mortaliteta (ili preciznije kazano, vjerojatnosti ugibanja po jedinki) (**d**) izraženih po jedinki (*per capita*)

$$dN/dt = bN - dN$$
$$dN/dt = (b - d)\, N$$
$$r = b - d$$

Forma jednadžbe eksponencijalnog rasta koja omogućava izračunavanje veličine populacije:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

N_0 – početna veličina populacije
N_t – Broj jedinki u populaciji u vremenu t (nakon t vremenskih jedinica)
e – baza prirodnog logaritma
r – eksponencijalna stopa rasta
t – broj vremenskih intervala

Vrijeme udvostručavanja (D) – vrijeme potrebno da se broj jedinki u populaciji udvostruči (praktičniji način prikazivanja eksponencijalne stope rasta)

$$D = \ln(2)/r$$

Krivulja eksponencijalnog rasta - grafički prikaz eksponencijalnog rasta

Odnos između vremenski odjeljenog (geometrijskog) i vremenski kontinuiranog eksponencijalnog rasta

- Oba modela rasta, geometrijski i eksponencijalni, vode k istim biološkim i matematičkim zaključcima i sličnim prognozama rasta populacija

Usporedba između λ i r

$$\lambda^t = e^{rt} \rightarrow \lambda = e^r \rightarrow r = \ln \lambda$$

Populacija raste $\rightarrow \lambda > 1 \;;\; r > 0$
Populacija opada $\rightarrow \lambda < 1 \;;\; r < 0$
Populacija konstantna $\rightarrow \lambda = 1 \;;\; r = 0$

Eksponencijalni rast dobno strukturirane populacije

- Prikazani modeli eksponencijalnog rasta nisu uzimali u obzir dobnu strukturu populacija
- Međutim, krivulje preživljavanja jasno pokazuju da se stope mortaliteta bitno razlikuju kod različitih dobnih kategorija jedinki u populaciji, a slično vrijedi i za stope fekunditeta
- Pitanje je da li prognoze koje proizlaze iz eksponencijalnog modela rasta vrijede i u nešto složenijim uvjetima kada je u model uključena i dobna struktura populacije
- Kod ovog ćemo modela i dalje kao pretpostavku uzeti da su individualne (*per capita*) stope fekunditeta ("rađanja") i mortaliteta neovisne o gustoći populacije, a pretpostavit ćemo da je starost jedinki jedini faktor koji utječe na ove stope

Rast dobno strukturirane populacije od jednog vremenskog intervala do drugog jednak je zbroju svih preživjelih jedinki (suma preživljavanja) i svih novorođenih jedinki (suma rađanja)

Populacijska stopa rasta osim o stopama fekunditeta (rađanja) i preživljavanja ovisi i o dobnoj strukturi populacije

Ukoliko dobno specifične stope fekunditeta i preživljavanja ostaju konstantne nakon određenog vremena populacija će dostići konstantnu stopu rasta i stabilnu dobnu strukturu (stabilnu raspodjelu dobnih kategorija)

Eksponencijalna stopa rasta populacije sa stabilnom dobnom distribucijom može se izračunati pomoću varijabli iz tablice života

- Svaka tablica života sadrži jednu unutrašnju (*intrinsic*) stopu rasta koja predstavlja eksponencijalnu stopu rasta (kontinuiranu ili skokovitu) populacije sa stabilnom dobnom distribucijom (dakle, pod konstantnim uvjetima okoliša)
- Lotka (1907, 1922) je prvi pokazao kako se unutrašnja stopa rasta može izvesti iz stopa fekunditeta i mortaliteta, a taj se postupak temelji na činjenici da u dobno stabilnoj populaciji svaka dobna kategorija raste stalno s istom eksponencijalnom stopom rasta
- Precizno izračinavanje unutrašnje stope rasta moguće je pomoću **Eulerove jednadžbe** koja se još naziva i **karakteristična jednadžba populacije.**
- Budući da je ovo izračunavanje matematički složeno, u praksi se češće koristi jedna jednostavnija matematička metoda koja daje približnu vrijednost, ali vrijednost koja je za ekološka izračunavanja u kojima je često usporedba između populacija važnija od precizne kakakterizacije jedne populacije, uglavnom zadovoljavajuća

Približno izračunavanje eksponencijalne stope rasta

$$\Sigma\, l_x b_x = R_0 = \text{Neto stopa reprodukcije}$$

Neto stopa reprodukcije (R_0) – prosječan broj potomaka koji proizvede jedna jedinka tijekom svog životnog vijeka ili po generaciji

Neto stopa reprodukcije je multiplikativni faktor koji pretvara veličinu populacije u jednom vremenu u veličinu populacije jednu generaciju kasnije, odnosno T vremenskih intervala kasnije:

$$N_T = N_0 R_0$$

i

$$N_T = N_0 \lambda^T$$

Iz toga proizlazi:

$$R_0 = \lambda^T$$

$$\ln R_0 = T \ln \lambda$$

$$\ln \lambda = r$$

$r = \ln R_0/T$ = približna eksponencijalna stopa rasta

- Kod vrsta kod kojih se generacije ne preklapaju (npr. jednogodišnje biljke) jedinica vremena je jednaka jednoj generaciji, pa je $R_0 = \lambda$
- Kod vrsta kod kojih se generacije preklapaju ili je reprodukcija kontinuirana, R_0 je broj potomaka koje jedinka proizvede tijekom svog životnog vijeka, dok generacijsko vrijeme tek treba procijeniti

Generacijsko vrijeme (T) - prosječna dužina vremena koje protekne između rođenja jedinke i rođenja njenog potomka ili prosječna starost ženke u trenutku rođenja potomka

Generacijsko vrijeme (T) se može izračunati iz tablice života:

$$T = \Sigma\, x l_x b_x / \Sigma\, l_x b_x$$

ili

$$T = \Sigma\, x l_x b_x / R_0$$

Neto stopa reprodukcije (R_0) se može izračunati na još jedan način:

$$R_0 = \Sigma\, F_x / n_0$$

gdje je F_x ukupan broj potomaka tijekom jedne generacije

Stopa rasta populacija ovisi o uvjetima u okolišu

Eksponencijalna stopa rasta i veličina organizama su u negativnoj korelaciji

Eksponencijalni rast u prirodnim uvjetima

- Da li prirodne populacije ikada rastu eksponencijalno?
- Odgovor je potvrdan, ali to se događa samo kratkotrajno jer je eksponencijalni rast tako brz da populacije ne mogu dugo vremena rast takvim tempom.
- Što onda možemo zaključiti o eksponencijalnim modelima rasta?
- Prognoze koje ovi modeli daju mogu biti upotrebljive samo kroz vrlo kratko razdoblje. To znači da je temeljna pretpostavka ovih modela, a to je da je stopa populacijskog rasta proporcionalna broju jedinki (pretpostavka o postojanju neovisnosti o gustoći), pogrešna

Eksponencijalni rast u prirodnim uvjetima

- **Koje su situacije u prirodi kada se eksponencijalni rast može događati kroz relativno duže razdoblje?**
  - 1. Kada populacije prirodno ili uz pomoć čovjeka koloniziraju novo i za njih povoljno područje
  - 2. Kada su populacije bile snažno ograničavane u rastu usljed ljudskih aktivnosti, a onda te aktivnosti prestanu
  - 3. Kada su populacije prirodno podložne velikim fluktuacijama i nalaze se u onoj fazi kada od niske gustoće rastu prema maksimalno mogućoj gustoći

Primjena eksponencijalnog rasta

- 1. Mikrobiologija (rast bakterija)
- 2. Konzervacijska biologija (upravljanje ugroženim populacijama
- 3. Uzgoj organizama (prognoza priroda/prinosa)
- 4. Karantene biljaka i kukaca (rast unešenih vrsta)

- 5. Ribarstvo (prognoza dinamike ribljih populacija)

Ograničeni (regulirani) rast populacija (rast ovisan o gustoći populacije)

- Većina populacija u prirodi ne raste eksponencijalno, ili se taj rast događa vrlo kratkotrajno.
- Rast populacije čija je veličina kroz duže razdoblje konstantna ili aproksimativno konstantna ne može biti zadovoljavajuće objašnjen modelom eksponencijalnog rasta. Dakle, model neovisnosti o gustoći (rast u neograničenom okolišu) ne može objasniti rast većine populacija u prirodi
- Fundamentalno pitanje ekologije populacija je odrediti uzroke i posljedice odstupanja prirodnih populacija od eksponencijalnog rasta, ili jednostavnije kazano, odgovoriti na pitanje što regulira populacije u prirodi

Rast populacija u prirodi je ograničen

- Malthus (1798) je shvatio da, budući nijedna vrsta ne uspjeva narasti toliko da prekrije cijelu Zemlju, ta činjenica podrazumijeva jaku i konstantnu kontrolu veličine populacija
- Dakle, već je vrlo rano prepoznato da veličina prirodnih populacija mora nečim biti regulirana (ograničena). Pri tome su uočena tri fundamentalna principa:
  - 1. Postoji jaka tendencija populacija za rastom
  - 2. Postoji tendencija da rast bude zaustavljen određenim ograničavajućim faktorima koji djeluju na stope fekunditeta i mortaliteta
  - 3. Na populacijske procese snažno djeluje veličina populacije (postoji efekt gustoće)

Što regulira rast populacija? Postoje brojne hipoteze:

- 1. Populacije su ograničene faktorima neovisnim o gustoći (npr. klimatski faktori)
- 2. Populacije su ograničene količinom raspoložive hrane
- 3. Populacije reguliraju same sebe kroz mehanizme kao što su teritorijalnost ili kanibalizam
- 4. Populacije su regulirane kroz kompeticiju
- 5. Populacije su regulirane predatorima
- 6. Populacije su regulirane parazitima i bolestima

Logistički model rasta temelji se na ideji da je stopa rasta populacija ovisna o njihovoj gustoći

- Eksponencijalni rast:

$$dN/dt = r_m N$$

Individualna stopa rasta je konstantna, tj. ne ovisi o gustoći populacije. Stopi rasta smo dodali indeks m (r_m) da bi naglasili da se radi o maksimalnoj stopi rasta koja se može realizirati samo u idealnim uvjetima, te da bi ovu stopu rasta razlikovali od realizirane stope rasta u logističkom modelu

- Logistički rast:

$$dN/dt = rN$$

r - realizirana stopa rasta, koja nije konstantna već opada s porastom gustoće populacije

- Logistička jednadžba rasta (Verhulst & Qetelet, 1838):

$$dN/dt = r_m N\,(1 - N/K)$$
$$r = r_m\,(1 - N/K)$$

K = Nosivi kapacitet okoliša - maksimalna veličina populacije koju određeni okoliš može neograničeno dugo podržavati. Nosivi kapacitet okoliša određen je količinom raspoloživih resursa (hrana, voda, kisik, svjetlo itd), količinom raspoloživog prostora, predatorima, parazitima i bolestima

$N < K$ populacija raste
$N > K$ populacija opada
Kod $N \approx 0$; $r \approx r_m$
Kod $N = K$; $r = 0$

Integrirani oblik logističke jednadžbe omogućava određivanje veličine populacije u kontinuiranom vremenu:

$$\mathbf{N_t = K/(1 + be^{-rt})}$$

gdje je $b = (K - N_0)/N_0$

Grafički prikaz logističkog rasta je sigmoidna krivulja (krivulja koja ima oblik slova S) – populacija u početku raste brzo, zatim rast usporava, a kada veličina populacije dostigne vrijednost K, populacija prestaje s rastom (r = 0)

- **Točka infleksije** – točka u kojoj krivulja iz konveksne prelazi u konkavnu, tj. točka u kojoj je krivulja najstrmija, dakle u kojoj populacija raste najbrže. Ta točka odgovara veličini populacije koja je jednaka ½ od maksimalne (dakle, jednaka je vrijednosti K/2)

Pretpostavke za logistički rast

- 1. Populacija započinje sa stabilnom dobnom distribucijom
- 2. Sve jedinke imaju jednaki reproduktivni potencijal
- 3. Reprodukcija je konstantna bez obzira na klimatske faktore
- 4. Odnos između gustoće populacije i individualne stope rasta je linearan (što vjerojatno ne vrijedi kod mnogih rastućih populacija)
- 5. Nema vremenskog kašnjenja (odnos između gustoće i stope rasta je vremenski trenutačan)
- 6. Nosivi kapacitet (K) je konstantan
- 7. Populacija je velika

Logistički model rasta vrijedi jedino onda kada je populacija regulirana faktorima ovisnim o gustoći

Da li su sve populacije regulirane faktorima ovisnim o gustoći?
Različiti pogledi na abundanciju populacija

- **A.J. Nicholson** (1954), australski ekolog, bio je najveći zagovaratelj procesa ovisnih o gustoći kao dominantnih mehanizama u regulaciji i kontroli abundancije populacija
- **Anderwartha i Birch** (1954), također australski ekolozi, su veću važnost u određivanju abundancija populacija davali faktorima neovisnim o gustoći, u prvom redu klimatskim faktorima. Zapravo, oni su smatrali da je najvažniji faktor koji ograničava broj jedinki u prirodnim populacijama **kratkoća vremena tijekom kojega je stopa rasta populacije pozitivna**

Mogu li se stavovi o ovisnosti i neovisnosti o gustoći pomiriti?

- Tko vjeruje da su faktori ovisni o gustoći jedini koji reguliraju populaciju taj svoju logiku temelji na laboratorijskim eksperimentima. S druge strane, tko ne prihvaća ulogu faktora ovisnih o gustoći taj ne uvažava brojne dokaze o ulozi ovih faktora u regulaciji prirodnih populacija
- Bolja analiza pokazuje da klimatski faktori vrlo često mogu djelovati kao faktori ovisni o gustoći (utjecaj klime na količinu raspoložive hrane; ograničeni broj povoljnih skloništa, itd.)
- Mnogi faktori utječu na stopu rasta populacije, ali jedino faktori ovisni o gustoći mogu populaciju držati pod kontrolom zbog finog samoregulacijskog povratnog mehanizma. Faktori koji nisu ovisni o gustoći mogu utjecati na stopu rasta populacije, ali ne mogu odrediti maksimalnu veličinu koju populacija može dostići u danim uvjetima u okolišu

Razlika između **određivanja** i **regulacije** abundancije

- **Regulacija** je tendencija populacije da smanjuje svoju veličinu kada kada se nalazi iznad određene razine, a da je povećava kada je ispod te razine. Drugim riječima, regulacija se može događati samo kao rezultat procesa ovisnih o gustoći, a koji djeluju preko stopa fekunditeta, preživljavanja/mortaliteta, te migracija jedinki
- S druge strane abundancija populacije biti će **određena** svim faktorima i procesima koji utječu na populaciju, bez obzira da li su oni ovisni ili neovisni o gustoći
- Čini se da su Anderwartha i Birch više bili zaokupljeni pitanjem što **određuje** abundancije, dok je Nicholson više bio zaokupljen pitanjem što **regulira** abundancije populacija

2.2. Fluktuacije i cikličko kretanje populacija

Što su fluktuacije i što ih uzrokuje?

- Fluktuacije su promjene u veličini populacije koje mogu biti nepravilne ili se mogu događati u pravilnim ciklusima
- Uzrok fluktuacija može biti dvojak:
  - 1. Populacije teže dostići veličinu koja je u ravnoteži s uvjetima u okolišu, a ta je vrijednost određena nosivim kapacitetom okoliša. Kako se uvjeti u okolišu neprestalno mijenjaju, tako se mijenja i vrijednost nosivog kapaciteta. Kretanje populacija prema stalno promjenjivoj vrijednosti kapaciteta okoliša rezultira fluktuacijama njihove veličine
  - 2. Varijacije u veličini populacija mogu pored promjena u okolišu također biti i rezultat unutrašnje dinamike odgovora populacija na te promjene

Karakteristično vrijeme povratka

- Promjene u okolišu mijenjaju vrijednost nosivog kapaciteta okoliša (K), uslijed čega se populacija dovodi izvan ravnoteže
- Koliko će populacija biti uspješna u dostizanju nove vrijednosti K (u povratku na ravnotežu) ovisit će o kapacitetu populacije za rastom u odnosu na period fluktuiranja faktora u okolišu koji je odgovoran za nastale promjene

$$\textbf{Karakteristično vrijeme povratka (T)} = 1/r$$

- Populacija će vrlo striktno slijediti promjene u okolišu ukoliko vrijedi:

$$T < \text{period fluktuiranja faktora okoliša}/2\pi$$

"Analiza ključnog faktora" i "k-faktor analiza": Prepoznavanje faktora odgovornog za promjenu veličine populacije

- "Analiza ključnog faktora" (Morris, 1959): Faktor porasta populacije od vremena t do t+1 je produkt fekunditeta (F) i preživljavanja respektirajući potencijalne faktore mortaliteta (S_i):

$$N_{t+1} = N_t F\, S_1 S_2 S_3 \ldots$$

ili

$$\log N_{t+1} = \log N_t + \log F + \log S_1 + \log S_2 + \log S_3 \ldots$$

- **"k-faktor analiza"** (Varley i Gardwell, 1960): Koristi se "snagom ubijanja" (k = -log s) svakog pojedinog uzročnika mortaliteta, te njegovom udjelu u ukupnoj "snazi ubijanja" ($k_{tot} = k_1 + k_2 + k_3 + \ldots$)

Cikličko ponašanje populacija kao rezultat unutrašnjih demografskih procesa

- Brojne prirodne i laboratorijske populacije pokazuju pravilne promjene svoje abundancije (cikličko ponašanje)

- Razvoj populacijskih modela tijekom 1920-tih i 1930-tih je pokazao da populacije koje su izložene čak i neznatnim slučajnim varijacijama u okolišu mogu biti potaknute na osciliranje
- Takvi ciklusi abundancije rezultat su vremenskog kašnjenja u odgovoru populacije na promjene u okolišu (odgovor populacije na promjene u okolišu manifestira se kroz promjene stopa fekunditeta i mortaliteta) (Analogija s njihalom)
- Što je kašnjenje u odgovoru veće oscilacije su veće (Analogija s termostatom)
- Visoka stopa reprodukcije pridonosi cikličkom ponašanju populacije

Cikličko ponašanje populacija s vremenski odjeljenom reprodukcijom

- Logistički model rasta populacija s odjeljenom reprodukcijom već ima u sebi ugrađeno vremensko kašnjenje. Stopa reprodukcije u jednoj godini ovisit će o količini resursa (dakle o gustoći populacije) u prethodnoj godini. Dakle, kod populacija koje se reproduciraju periodički, veličina populacije u vremenu t+1 funkcija je veličine populacije u vremenu t
- Ponašanje populacije u blizini točke ravnoteže (K) odlučujuće će ovisiti o stopi rasta (r)

$r < 1$ [$\Delta \log N < (\log K - \log N)$] → jednolično dostizanje ravnoteže
$1 < r < 2$ [$\Delta \log N > (\log K - \log N)$] → prigušena oscilacija
$r > 2$ [$\Delta \log N < (\log K - \log N)$] → ograničeni ciklus; kaos

Cikličko ponašanje populacija s kontinuiranom reprodukcijom

- U vremenski kontinuiranim modelima rasta do pojave oscilacija dolazi zbog kašnjenja odgovora populacije na efekt ovisnosti o gustoći
- Pretpostavimo da odgovor populacije na ovisnost o gustoći odražava gustoću populacije τ vremenskih jedinica u prošlosti
- Logistička jednadžba u kojoj je ugrađeno vremensko kašnjenje u regulaciji populacije, što će za rezultat imati oscilacije, imat će sljedeći oblik:

$$dN/dt = r_m N_t (1 - N_{(t-\tau)} / K)$$

Tip oscilacija ovisi o stopi rasta (r) i vremenu kašnjenja (τ)
Period osciliranja (vrijeme od pika do pika) u pravilu iznosi oko 4τ ali kako raste r periodi se povećavaju sve do više od 5τ

2.3. Metapopulacije

- **Metapopulacija** – populacija koja se sastoji od niza manjih dijelova (subpopulacija; lokalnih populacija) između kojih postoji ograničeni protok jedinki (gena) putem migracija
- Reprodukcijska aktivnost (protok gena) je veća između jedinki unutar subpopulacija nego između subpopulacija
- S obzirom da između subpopulacija postoji određeni stupanj izoliranosti, svaka od subpopulacija ima djelomično neovisnu dinamiku, pa se dinamika metapopulacije može promatrati kao suma dinamika njenih subpopulacija

Jednostavni modeli metapopulacija temelje se na ravnoteži između lokalnih nestanaka i rekolonizacija

- *Model polazi od pojednostavljene pretpostavke da je gustoća subpopulacija u metapopulaciji ili 0 (subpopulacija je nestala; izumrla) ili ima ravnotežnu vrijednost K (nosivi kapacitet danog dijela staništa)*
- *U svakom trenutku će određeni udio (proporcija; p) od ukupnog broja dijelova staništa biti zauzet jedinkama, dok će preostali udio staništa (1-p) biti prazan (nezauzet, jer je subpopulacija nestala)*

- *Stopa promjene proporcije (p) zauzetih dijelova staništa u vremenu dana je sljedećim izrazom:*

$$dp/dt = mp(1-p) - ep$$

gdje su:

***m** – stopa kolonizacije dijelova staništa*

***e** – stopa nestanka subpopulacija iz pojedinih dijelova staništa*

- *Kada je stopa promjene proporcije zauzetih staništa dp/dt=0, tada je ravnotežna proporcija zauzetih staništa (p^*) jednaka:*

$$p^* = 1 - e/m$$

- *Dakle, glavna prognoza modela je da vrsta neće opstati ukoliko je stopa nestanka subpopulacija veća od stope njihove rekolonizacije*

Proporcija zauzetih staništa veća je što je površina i gustoća staništa veća

Stopa migracije između subpopulacija obrnuto je proporcionalna s njihovom međusobnom udaljenošću

Efekt spašavanja (Rescue effect) – Situacija kada migracije između subpopulacija spriječavaju njihov nestanak i produžavaju vrijeme njihovog opstanka.

Korelirani nestanak - Ukoliko subpopulacije daju sinkronizirani odgovor na promjene uvjeta u okolišu, što rezultira istovremenim smanjenjem njihovih gustoća, to povećava izglede da cijela metapopulacija nestane. Taj se fenomen naziva **korelirani nestanak.** Ukoliko su demografski procesi u subpopulacijama međusobno neovisni tada metapopulacija ima veće izglede da opstane zahvaljujući **efektu spašavanja**

3. STRATEGIJE U PRODUŽENJU VRSTE (LIFE HISTORY)

- Strategije u produženju vrste podrazumijevaju prilagodbe organizama koje utječu na određene aspekte njihove biologije kao što su broj i veličina potomaka koje proizvode, stopa preživljavanja, dob spolnog sazrijevanja, te životni vijek
- S obzirom da svi organizmi imaju na raspolaganju ograničene količine energije, hrane i drugih resursa, strategije u produženju vrste nužno podrazumijevaju kompromise (trade-offs) između različitih potreba

STRATEGIJE U PRODUŽENJU VRSTE (LIFE HISTORY)

- **Životni ciklus i reprodukcija**
- **Kompromis između broja potomaka i njihove veličine**
- **Kompromis između ulaganja u reprodukciju i biomasu (preživljavanje)**
- **Klasifikacija različitih strategija u produženju vrste**

3.1. Životni ciklus i reprodukcija

Broj reproduktivnih epizoda tijekom životnog vijeka može biti različit:

- **Semelparitija** (*lat. semel* – jednom, jednokratno; *pario* – rađati)
  - Reprodukcija se događa jednom u životu (“big-bang” reprodukcija)
  - Npr. jegulja, losos, vodencvijet (“programirana smrt”)
  - Semelparitiju treba razlikovati od reprodukcije jednogodišnjih organizama koji tijekom jednogodišnjeg životnog ciklusa mogu imati više od jedne reprodukcije, ili se reprodukcija može događati kontinuirano
- **Iteroparitija** (*lat. itero* – ono što se ponavlja)

– Reprodukcija se događa više puta tijekom životnog vijeka

3.2. Kompromis između broja potomaka i njihove veličine

Organizmi proizvode veliki broj malih potomaka ili mali broj velikih potomaka

3.3. Kompromis između ulaganja u reprodukciju i biomasu (preživljavanje)

- Starost organizma kod prve reprodukcije može se promatrati kao trade-off između reprodukcije i preživljavanja:
  A) Ako odgađa reprodukciju organizam riskira da ugine prije nego što se reproducira
  B) Ako se reproducira prerano, riskira svoje preživljavanje (dakle, buduću reprodukciju)

-Veće ulaganje u reprodukciju znači manje ulaganje u rast i obrnuto
- Starost kod prve reprodukcije općenito raste s duljinom životnog vijeka

3.4. Klasifikacija različitih strategija u produženju vrste

- r-selekcija i K-selekcija
- Kompetitivne, ruderalne i na stres tolerantne biljne vrste
- Periodička, oportunistička i ravnotežna strategija

r-selekcija i K-selekcija

- Jedan od prvih pokušaja definiranja različitih strategija u produženju vrste bio je podjela na r-selekciju i K-selekciju (MacArthur i Wilson, 1967):
  – r-selekcija znači favoriziranje prilagodbi koje povećavaju populacijski rast
  – K-selekcija predstavlja favoriziranje prilagodbi koje povećavaju kompeticijsku sposobnost i efikasnost korištenja resursa

- Kompromisi reprodukcija/rast (preživljavanje) i veličina/broj potomaka sastavni su dio koncepta r- i K-selekcije

1. Cijena reprodukcije (kompromis reprodukcija/rast)

Cijena reprodukcije podrazumijeva da povećano ulaganje u reprodukciju rezultira smanjenom stopom preživljavanja i/ili rasta, što onda smanjuje potencijalnu reprodukciju u budućnosti. Svako ulaganje u trenutačnu reprodukciju smanjuje buduću reprodukciju i obrnuto (prirodna selekcija favorizira maksimalnu ukupnu reprodukciju tijekom čitavog životnog vijeka)

Visoka cijena reprodukcije

- Visoka cijena reprodukcije prisutna je u uvjetima (staništima) u kojima svaka redukcija rasta, koja je rezultat sadašnje reprodukcije, ima značajan utjecaj na buduću reprodukciju
- Visoka cijena reprodukcije može biti rezultat:
  – Intezivne kompeticije (takmičenja) između jedinki u kojoj preživljavaju i razmnožavaju se samo najuspješniji (redukcija sadašnje reprodukcije i povećanja rasta može rezultirati većom kompeticijskom sposobnošću)
  – Situacije kada su odrasli organizmi manjih dimenzija izloženi povećanom mortalitetu (zbog predacije ili abiotičkih faktora)
- U uvjetima visoke cijene reprodukcije biti će favorizirano **ulaganje u rast**

Niska cijena reprodukcije

- Niska cijena reprodukcije prisutna je u uvjetima (staništima) u kojima je buduća reprodukcija pod malim utjecajem sadašnjeg rasta. Ukupni reproduktivni uspjeh je prema tome prvenstveno određen razinom sadašnje reprodukcije i neće se bitno promijeniti bez obzira na razinu sadašnjeg rasta
- Niska cijena reprodukcije može biti rezultat:

  - Činjenice da su mnogi izvori mortaliteta neizbježni i neovisni o veličini, pa bi ulaganje u rast na štetu reprodukcije moglo biti pogrešna odluka za budućnost
  - Obilja hrane i samnjene kompeticija što daje veliku vjerojatnost preživljavanja i budućeg reproduktivnog uspjeha (takvu situaciju zatiću kolonisti koji prvi dolaze u novonastala staništa)
  - Činjenice da ponekad jedinke velikog rasta mogu biti izložene intezivnijoj predaciji (kada predatori biraju veće jedinke)
- U uvjetima niske cijene reprodukcije biti će favorizirano **ulaganje u reprodukciju**

2. Osjetljivost potomaka na veličinu – kompromis veličina/broj potomaka

- **Potomci su osjetljivi na veličinu** u uvjetima (staništima) u kojima reproduktivna sposobnost pojedinog potomka značajno raste s njegovom veličinom (zbog većeg uspjeha u kompeticiji ili zbog većeg mortaliteta manjih jedinki). U takvim će uvjetima biti favorizirano **ulaganje u rast**

- **Potomci nisu osjetljivi na veličinu** u uvjetima (staništima) u kojima reproduktivna sposobnost pojedinog potomka malo ovisi o njegovoj veličini (zbog mortaliteta neovisnog o veličini; zbog velikog bogatstva resursa; ili zbog mortaliteta koji više pogađa veće jedinke). U takvim će uvjetima biti favorizirano **ulaganje u reprodukciju**

Značajke r- i K-selekcioniranih vrsta

- r- i K-selekcionirane vrste razlikuju se u nizu značajki

Bet hedging (smanjenje rizika) – smanjuje se rizik od katastrofalnih neuspjeha u reprodukciji u nepredvidivim okolišima, tako što se primjenjuje strategija češćih ili odgođenih, ali manje intezivnih epizoda parenja

Faktori o kojma ovisi koja će strategija biti favorizirana

- Kada je preživljavanje između dviju sezona parenja malo ili zahtjeva značajno smanjenje fekunditeta, tada je favorizirana strategija jednogodišnjih organizama
- Kada je proizvodnja potomaka nepredvidiva od godine do godine, tada je favorizirano preživljavanje odraslih jedinki na uštrb reprodukcije (strategija višegodišnjih organizama) (*smanjenje rizika*; *Bet hedging*)
- Kada reprodukcija traži skupe pripreme tada može biti favorizirana semelparitija; jedna (*all consuming; big-bang*) reprodukcija iza koje slijedi smrt (losos, agava, bambus itd.)
- U nepredvidivim okolišima favorizirane su prilagodbe koje povećavaju populacijski rast (r-selekcija), dok su u predvidivim staništima favorizirane prilagodbe koje povećavaju kompeticijsku sposobnost i efikasnost korištenja resursa (K-selekcija)

Kompetitivne, ruderalne i na stres tolerantne vrste

- Engleski biljni ekolog J.P.Grime (1979) je uočio da uvjeti u okolišu vode k razvitku različitih strategija kod biljaka
- Pri tome je kao ekstremne tipove uvjeta u okolišu naveo:
  - 1. Okoliše koji trpe učestale i intezivne **poremećaje**
  - 2. **Stresne** okoliše koje karakteriziraju **ekstremni uvjeti** (npr. ekstremno visoke ili niske temperature, ekstremno suhi ili vlažni okoliši, okoliši s ekstremno velikim ili malim količinama hranjiva itd.
- Od 4 moguće kombinacije ovih okoliša: 1. Mali poremećaji – mali stres; 2. Mali poremećaji – veliki stres; 3. Veliki poremećaji – mali stres; 4. Veliki poremećaji – veliki stres, Grime je našao da su biljke razvile strategije za prve tri kombinacije uvjeta u okolišu

  Kompetitivne vrste – dominiraju u uvjetima malih poremećaja i malog stresa
  Ruderalne vrste (korov) – dominiraju u uvjetima velikih poremećaja i malog stresa
  Na stres tolerantne vrste - dominiraju u uvjetima malih poremećaja i velikog stresa

Značajke ruderalnih, na stres tolerantnih i kompetitivnih biljaka

Periodička, oportunistička i ravnotežna strategija

- Kirk Winemiller i Kenneth Rose (1992) su na primjeru riba razvili klasifikaciju strategija koja se temelji na kompromisu (trade-off) između sljedećih značajki populacijske dinamike: (1) **fekunditetu**; (2) **preživljavanju** (osobito juvenilnom preživljavanju); te (3) **starosti kod prve reprodukcije** (brzina spolnog sazrijevanja)
- Tri ekstremne strategije koje proizlaze iz gore navedenih značajki Winemiller i Rose su nazvali: **periodička, oportunistička i ravnotežna** strategija
- Od kralježnjaka najveći raspon strategija pokazuju ribe, a najmanji sisavci

Periodička strategija – kombinacija malog juvenilnog preživljavanja; visokog fekunditeta i kasnog spolnog sazrijevanja
Oportunistićka strategija - – kombinacija malog juvenilnog preživljavanja; niskog fekunditeta i ranog spolnog sazrijevanja
Ravnotežna strategija – kombinacija velikog juvenilnog preživljavanja; niskog fekunditeta i kasnog spolnog sazrijevanja

V. INTERAKCIJE IZMEĐU POPULACIJA

1. Takmičenje (kompeticija)
2. Iskorištavanje (predacija, herbivornost, parazitizam)
3. Suradnja (mutualizam)
4. Koevolucija

1. TAKMIČENJE - KOMPETICIJA

Definicija kompeticije

- Kompeticija je svako korištenje ili obrana resursa od strane jedne jedinke koje ima za rezultat smanjenje raspoložive količine resursa za druge organizme

ili

- Kada dva ili više konzumenta koriste isti resurs, čija je količina uvjetovana stopom konzumacije, a količina resursa utječe na stope rasta i umiranja konzumenata, tada se može kazati da su oni u kompeticiji

U kompeticiji mogu biti jedinke iste ili različitih vrsta

- **Intraspecijska kompeticija**
  - Kompeticija između jedinki iste vrste
  - Intraspecijska kompeticija vodi k stabilnoj regulaciji veličine populacije (stope rasta i umiranja su ovisne o gustoći populacije)
- **Interspecijska kompeticija**
  - Kompeticija između jedinki koje pripadaju različitim vrstama
  - Interspecijska kompeticija može imati za rezultat nestanak jedne od populacija

O interspecijskoj kompeticiji

- Interspecijska kompeticija može uzrokovati eliminaciju jedne od kompetitorskih populacija ili u najboljem slučaju može uzrokovati smanjenje nosivog kapaciteta okoliša kompetitorskih vrsta (Ricklefs, 1979)
- Interspecijska kompeticija se događa kada zajedničko prisustvo dviju ili više vrsta ima za posljedicu smanjenje stope rasta ili smanjenje ravnotežne veličine njihovih populacija (Emlen, 1973)

Još o interspecijskoj kompeticiji...

- Kompeticija se događa kada dvije ili više vrsta koriste zajedničke resurse čija je količina ograničena, ili ukoliko količina resursa i nije ograničena kompeticija se događa kada organizmi prilikom traženja resursa jedan drugome ipak nanose štetu
- Ova definicija uključuje tri bitne točke:
  - 1. Interakcije između dviju vrsta su **recipročne**, tj. rezultiraju smanjenjem preživljavanja, rasta ili fekunditeta kod obaju vrsta
  - 2. Resurs je **ograničavajući**. Čak i u slučaju kada se dvije vrste u potpunosti preklapaju u korištenju nekog resursa, do kompeticije neće doći ukoliko taj resurs nije ograničavajući za dane populacije
  - 3. Jačina kompeticije je **ovisna o gustoći** populacija

Kompeticiju je moguće dokazati u eksperimentalnim uvjetima

Princip kompeticijskog isključenja

"Princip kompeticijskog isključenja" (Gausovo pravilo ili Volterra-Gausovo pravilo) glasi:

- Dvije ili više vrsta ne mogu koegzistirati na istom ograničavajućem resursu (resursu čija je količina manja od potreba organizama)
- Kada dvije vrste koegzistiraju u određenom staništu to znači da koriste različite resurse ili iste resurse koriste na različiti način (zauzimaju različite ekološke niše)

Kompeticija i Ekološka niša

- **Ekološka niša** predstavlja zbroj svih faktora u okolišu koji utječu na rast, preživljavanje i reprodukciju vrsta. Drugim riječima, ekološka se niša sastoji od svih faktora koji su neophodni za egzistenciju jedne vrste (kada, gdje i kako ostvaruje svoje životne aktivnosti)
- Ekološka niša odražava potrebe koje vrsta ima u svom okolišu
- Ekološka niša bi se mogla definirati i kao uloga koju vrsta ima u zajednici (Elton, 1927)
- Ekološka niša bi se mogla opisati kao apstraktni **n-dimenzionalni prostor** u kojem svaka os predstavlja jedan faktor okoliša, pri čemu svaka vrsta pokriva određeni raspon duž svake osi (dimenzije) niše (Hutchinson, 1957)

Hutchinson (1957) je razlikovao:

Fundamentalnu nišu – raspon uvjeta u kojem određena vrsta potencijalno može preživljavati
Realiziranu nišu – raspon uvjeta koji određena vrsta stvarno i koristi

Koja je veza između kompeticije i ekološke niše

- Postoje dijelovi fundamentalne niše u kojima, kao posljedica interspecijske kompeticije, vrsta ne može duže opstati niti se uspješno razmnožavati
- Eliminacija jednog kompetitora od strane drugoga će se dogoditi onda kada realizirana niša superiornog kompetitora u potpunosti ispunjava one dijelove fundamentalne niše inferiornog kompetitora koje stanište pruža. To je bit **Principa kompeticijskog isključenja**
- Ukoliko dvije kompetitorske vrste koegzistiraju u stabilnom okolišu , to znači da su se njihove niše postepeno sve više razlikovale i konačno dostigle kritičnu razinu različitosti koja omogućava njihovu koegzistenciju. Taj se proces naziva **diferencijacija niša**

Premještanje značajki (Character displacement)

- **Diferencijacija niša** smanjuje efekte kompeticije i omogućava koegzistenciju vrsta
- Diferencijacija niša se događa kroz evolucijske procese koji se nazivaju **premještanje značajki (engl. Character displacement)**

Premještanje značajki je proces divergencije značajki kod početno sličnih vrsta čiji se rasponi preklapaju, a taj je proces rezultat selekcije uzrokovane kompeticijom između tih vrsta

Matematički model kompeticije

- Lotka-Volterrin matematički model interspecijske kompeticije (Volterra, 1926; Lotka, 1932) temelji se na logističkoj jednadžbi i može se promatrati kao logično proširenje logističkog modela na sustav s dvije vrste
- Logistička jednadžba već ima u sebi ugrađenu **intraspecijsku** kompeticiju koja je sadržana u izrazu (1-N/K):

$$dN/dt = rN\,(1 - N/K)$$

- Da bismo izrazili rast populacije koja se nalazi u kompeticiji s populacijom neke druge vrste, potrebno je stopu rasta umanjiti i za negativni utjecaj koji populacija trpi zbog interspecijske kompeticije

$$dN/dt = rN\,(1 - N/K - \text{Interspecijska kompeticija})$$

- Pretpostavimo da su u kompeticiji dvije vrste: **vrsta 1** i **vrsta 2**. Jednadžba koja opisuje promjenu veličine populacije **vrste 1** ima sljedeći oblik:

$$dN_1/dt = r_1N_1\,(1 - N_1/K_1 - a_{12}N_2/K_1)$$

gdje je:

K_1 – Nosivi kapacitet okoliša za vrstu 1. Koeficijent interspecijske kompeticije se može shvatiti i kao stupanj kojim jedinke jedne vrste uskraćuju resurse jedinkama druge vrste. Zbog toga je u jednadžbi za **vrstu 1** izraz $a_{12}N_2$ podjeljen s nosivim kapacitetom okoliša za **vrstu 1** (K_1)

a_{12} - Koeficijent kompeticije – bezdimenzionalna konstanta koja predstavlja individualni (*per capita*) inhibicijski utjecaj jedinki **vrste 2** na jedinke **vrste 1**

$a_{12}N_2$ - Izraz koji pretvara broj jedinki **vrste 2** (N_2) u ekvivalentan broj jedinki **vrste 1** ("N_1-ekvivalenti"), pri čemu se pojam ekvivalentan odnosi na snagu inhibicije. Dakle, izraz $a_{12}N_2$ predstavlja broj jedinki **vrste 2** čiji je ukupni inhibicijski utjecaj na **vrstu 1** ekvivalentan inhibicijskom utjecaju koji jedna jedinka **vrste 1** vrši na svoju vlastitu vrstu
Primjer: 10 jedinki **vrste 2** imaju isti inhibicijski utjecaj na **vrstu 1** kao i jedna jedinka **vrste 1**. Ukupni utjecaj kompeticije (intraspecijski + interspecijski) na **vrstu 1** biti će $1N_1 + 1/10N_2$, gdje je 1/10 koeficijent interspecijske kompeticije **vrste 2** na **vrstu 1** (a_{12}) izražen kao proporcija intraspecijske kompeticije, tj. utjecaja koje jedinke **vrste 1** vrše na vlastitu vrstu

Izoklina nultog rasta - linija na grafu duž koje populacija niti raste niti se smanjuje, dakle duž koje je promjena veličine populacije jednaka nuli ($dN/dt = 0$). Ako se izokline nultog rasta obaju vrsta prikažu na istom grafu moguća su 4 različita međusobna položaja dviju izoklina. Različiti položaji izoklina, jedne u odnosu na drugu, imat će za posljedicu različite rezultate kompeticije

Mogući rezultati kompeticije koje predviđa model:
- 1. Pobjeđuje vrsta 1
- 2. Pobjeđuje vrsta 2
- 3. Pobjeđuje ili vrsta 1 ili vrsta 2 (ovisi o početnoj prednosti) – Nestabilna ravnoteža
- 4. Preživljavaju obje vrste (koegzistencija) – Stabilna ravnoteža

Koegzistencija - Obje vrste pokazuju slabiji interspecijski utjecaj u odnosu na intraspecijski. Rezultat toga je da obje vrste teže postizanju stabilne zajedničke ravnotežne veličine svojih populacija

Uvjeti za koegzistenciju

$$a_{12}\, a_{21} < 1$$

Ovaj se uvjet može interpretirati na način da koegzistencija traži da geometrijski srednjak utjecaja svake od vrsta na onu drugu mora biti manji od utjecaja svake od vrsta na samu sebe (intraspecijska kompeticija mora biti veća od interspecijske). Prisjetimo se da je prema modelu utjecaj vrste na samu sebe jednak 1

Tilmanov model kompeticije (Tilman, 1982)
- Lotka-Volterrin logistički model kompeticije temelji se na dinamici populacija konzumenata, a ne uzima eksplicite u obzir promjene u količinama resursa koje ti konzumenti koriste

- Tilman je pokazao da se kompeticija između dviju vrsta može pokazati i preko njihovog korištenja resursa. Drugim riječima, Tilman je regulaciju veličine populacija promatrao s gledišta dinamike resursa, dakle kroz odnos između opskrbe resursima i njihove konzumacije

Primjena matematičkih modela kompeticije u rješavanju praktičnih problema
- **Problemi u konzervacijskoj ekologiji:**
  - Spašavanje vrsta od nestanka
  - Prognoze potencijalnih posljedica nakon unošenja kompetitorskih vrsta
  - Smanjivanje efekata kompeticije
- **Problemi u biološkoj kontroli štetočina:**
  - Pronalaženje egzotičnih prirodnih neprijatelja štetočina koji će uspješno koegzistirati uz postojeće neprijatelje štetočina

- Pronalaženje egzotičnih kompetitora koji nisu štetočine, a koji mogu uspješno potisnuti postojeće štetočine

Kompeticija u prirodnim uvjetima

- Da li se kompeticija događa u prirodi? Ako se događa koliki je njen značaj?
- Kompeticija nema tako očite efekte kao što to na primjer ima predacija. Nijedna vrsta, niti jedinka, ne mora biti eliminirana zbog kompeticije. Kompeticija je daleko finiji i istančaniji odnos koji nije lako uočiti. Kako onda prepoznati kompeticiju u prirodnim uvjetima?

Metode za dokazivanje kompeticije u prirodnim uvjetima

- **Eliminacija vrsta nakon uvođenja kompetitora:**
  - Najbliža prirodna analogija laboratorijskom eksperimentu je slučajno ili namjerno unošenje vrsta od strane čovjeka. Brojni su takvi primjeri potvrdili činjenicu da uvođenje novih vrsta može eliminirati druge vrste
- **Uklanjanje ili dodavanje vrsta omogućava eksperimentalnu demonstraciju kompeticije u prirodnim okolišima:**
  - Uklanjanje i dodavanje vrsta je značajan alat u studijama kompeticije. Ova se metoda temelji na razlikama u rastu dane populacije u prisustvu i u odsutnosti kompetitorske vrste
  - Kada se jednoj vrsti doda druga vrsta tada se utjecaj interspecijske kompeticije mjeri u uvjetima veće ukupne gustoće jedinki. Da bi prevladao ovaj nedostatak C.T. de Wit (1960) je razvio **eksperiment "zamjenskih serija" (*replacement series*)** ili **"eksperiment substitucije")** u kojem je ukupna gustoća organizama konstantna, dok varira omjer između jedinki dviju vrsta

Asimetričnost kompeticije

Kada su dvije populacije u kompeticiji, najčešće je utjecaj kompeticije jače izražen kod jednog kompetitora nego kod drugog. Schoener (1983) je zaključio da je **asimetričnost** pravilo kod kompeticijskih interakcija

Asimetrija u kompeticiji odražava asimetriju u ekologiji

- Gotovo je uvijek slučaj da je superiorniji kompetitor jače ograničen abiotičkim faktorima u okolišu (primjer rakova vitičara *Chthamalus* i *Balanus*) ili predatorima

Kako se događa kompeticija? – Mehanizmi kompeticije

- **Konzumacijska (potrošačka) kompeticija** – temelji se na zajedničkom korištenju nekog obnovljivog resursa
- **Kompeticija zaposijedanja (zauzimanja)** – temelji se na zauzimanju otvorenog prostora
- **Kompeticija prerastanja** – događa se kada jedna vrsta raste iznad ili preko druge te joj na taj način oduzima svjetlo, hranjiva ili neki drugi resurs
- **Kemijska kompeticija** – događa se preko proizvodnje toksina koji mogu djelovati i izdaleka (bez direktnog kontakta) nakon što difundiraju u okoliš
- **Teritorijalna kompeticija** – odvija se kroz obranu teritorija ili prostora
- **Kompeticija zbog susreta (sukoba)** – uključuje prolaznu interakciju koja može rezultirati fizičkim ozljedama, gubitkom vremena i energije, te krađom hrane

Zaključci o kompeticiji

- Kompeticija je nesumnjivo važna interakcija koja se događa u prirodi
- Ipak, ona vjerojatno nije jednako važna za sve vrste (interspecijska kompeticija je općenito manje izražena kod herbivora nego kod drugih trofičkih kategorija), vjerojatno se ne događa stalno i vjerojatno ne s istim intezitetom
- U mnogim se zajednicama ne događa intezivna kompeticija u sadašnjem vremenu, zato što je kompeticija u prošlosti uzrokovala putem selekcije diferencijaciju niša. Današnji sastavi vrsta u zajednicama često nisu rezultat aktualne kompeticije, već kompeticije u prošlosti. Connell je ovaj fenomen nazvao **"duh prošle kompeticije"**

2. ISKORIŠTAVANJE

2.1. ODNOS IZMEĐU RESURSA I KONZUMENATA

Definicija konzumenta

- Konzument je organizam koji konzumira određeni resurs, pri čemu konzumirati ima šire značenje od pojma jesti
- Konzumenti imaju brojna imena: predatori, paraziti, parazitoidi, herbivori, detrivori
- Odnos između konzumenta i resursa je uvijek pozitivan za konzumenta, dok je za resurs negativan ukoliko je on živi organizam ili neutralan ukoliko resurs nije živi organizam (npr. hranjiva sol za biljke, detritus za detrivore ili prostor za brojne organizme)

Definicija resursa

- Resurs je svaka supstanca, objekt ili faktor koji je organizmima potreban za njihov razvitak, rast i reprodukciju
- Korištenjem resursa od strane organizama, njihova se količina u okolišu smanjuje
- Dva najvažnija tipa resursa su hrana i prostor

Podjela resursa

- **Neobnovljivi resursi** – resursi koji su prisutni u ograničenoj količini koja se može u potpunosti konzumirati od strane konzumenta (npr. prostor)
- **Obnovljivi resursi** – resursi koji se stalno obnavljaju (npr. hrana)

Tri tipa obnovljivih resursa

1. Resurs potječe izvan sustava i izvan je utjecaja konzumenta (npr. sunčeva svjetlost)
2. Resurs se obnavlja unutar sustava i izravno je pod utjecajem konzumenta (npr. predator-plijen odnos)
3. Resurs se također obnavlja u sustavu, ali su resurs i konzument neizravno povezani preko drugog konzumenta ili procesa

Ograničavajući (limitirajući) resursi

- **Ograničavajući resursi –** resursi koji ograničavaju populacijski rast, pri čemu njihov potencijal za ograničavanjem populacijskog rasta ovisi o relativnom odnosu raspoloživosti resursa prema potrebama koje organizmi imaju za tim resursom
- Taj je princip poznat kao **Liebigovo pravilo minimuma** (Liebig, 1840) prema kojem populacija raste sve dok količina nekog resursa ne padne ispod potreba organizama. Taj se resurs naziva **ograničavajući resurs**

Rast populacije kao funkcije količine ograničavajućeg resursa:

- **Kritična razina resursa -** Određena količina resursa potrebna je populaciji za svoje održanje i/ili da se nadoknadi postojeći mortalitet. Ona količina resursa kod koje se populacijski rast i mortalitet nalaze u ravnoteži naziva se **kritična razina resursa (R^*)**

- ***Između resursa i konzumenta postoji dinamička veza koja slijedi logistički model:***

$$dC/dt = bC\,(k_R - aC)$$

- *gdje su:*
  C – Broj jedinki konzumenta

b - Efikasnost s kojom jedinka pretvara konzumirane resurse u populacijski rast
k_R - Stopa obnavaljanja (dotoka) resursa (dR/dt)
a - Stopa kojom svaka jedinka u populaciji mora konzumirati resurse kako bi održavala samu sebe

Kada je resurs populacija organizama (kao u slučaju predator-plijen odnosa) tada je stopa obnavljanja resursa ovisna o gustoći

- ***Promjena veličine populacije resursa**:*
  - *Stopa rasta populacije resursa određena je razlikom između stope kojim se resursi obnavljaju u okolišu (kroz reprodukciju ili imigraciju) i efikasnosti s kojom konzumenti te resurse koriste*

$$dR/dt = k_R - gCR$$

gdje je g efikasnost konzumiranja resursa

- ***Promjena veličine populacije konzumenta:***

$$dC/dt = bR\,(1 - aC/R)$$

Ravnotežne veličine populacija resursa i konzumenata

- *1. Ravnotežna veličina populacije resursa:*

$$dR/dt = k_R - gCR$$
$$dR/dt = 0 \text{ kada je } R^* = k_R/gC$$

- *2. Ravnotežna veličina populacije konzumenta:*

$$dC/dt = bR\,(1 - a\,C/R)$$
$$dC/dt = 0 \text{ kada je } C^* = R/a$$

- *3. Zajednička ravnotežna vrijednost populacija resursa i konzumenta:*
  - *Ako se C = R/a uvrsti u jednadžbu za R, dobiju se ravnotežne vrijednosti:*

$$R = \sqrt{ak_R/g}\ ;\ C = \sqrt{k_R/ag}$$

  - *Na sjecištu ovih dviju linija nalazi se zajednička ravnotežna vrijednost populacija resursa i konzumenta*

Monodova jednadžba stavlja u odnos stopu populacijskog rasta s količinom resursa
Jacques Monod (1950) – francuski mikrobiolog

$$1/C\ dC/dt = (b\text{-}m)R/(k + R)$$

Gdje su:
***1/C dC/dt** - Individualna (per capita) promjena veličine populacije konzumenta*
***b** - Stopa rasta populacije konzumenta*
***m** - Stopa mortaliteta populacije konzumenta*
k - Količina resursa kod koje je stopa rasta populacije konzumenta jednaka ½ od maksimalne
R - Količina resursa

Veličinu populacije konzumenta mogu istovremeno ograničavati dva ili više resursa

- Ako rast populacije istovremeno ograničavaju dva resursa, rast će biti ograničen onim resursom koji bude prvi reduciran na njegovu kritičnu razinu (R^*)

Interakcije između resursa

- Resursi koji ograničavaju populaciju neovisno o drugim resursima nazivaju se **esencijalni resursi** (u tom slučaju nema interakcije)
- Međutim, dva ili više resursa mogu biti u interakciji što znači da će stopa rasta populacije kod određene razine jednog resursa ovisiti o razini jednog ili više drugih resursa
- Tilman (1982) je razlikovao nekoliko tipova interakcija između resursa:

1. **Uzajamno esencijalni resursi** – kako se jedan resurs približava kritičnoj razini (R^*), konzument treba sve više drugog ograničavajućeg resursa
2. **Hemiesencijalni resursi** – neograničavajući resurs utječe na kritičnu razinu esencijalnog resursa
3. **Zamjenjivi resursi** – jedan resurs može biti zamijenjen drugim (njegova se vrijednost može spustiti ispod kritične razine ukoliko ga zamijeni drugi resurs)
4. **Komplementarni resursi** – mala količina jednog resursa može zamijeniti veliku količinu drugog (sinergističko djelovanje)
5. **Antagonistički resursi** – za zamjenu jednog resursa treba velika količina drugog

2. Predacija, herbivornost, parazitizam

Organizmi koji iskorištavaju druge žive organizme (žive na njihov račun) nose različita imena

- **Predator** – organizam koji koristi druge žive organizme (plijen) kao izvor energije, pri tome ih brzo ubija i na taj način uklanja iz populacije
- **Kanibal** – Organizam koji konzumira pripadnike svoje vrste
- **Parazit** – Organizam koji konzumira dijelove tijela ili tjelesnih tekućina svoga domaćina, pri čemu ga najčešće ne ubija ili ga barem ne ubija trenutačno
- **Herbivor** – Organizam koji konzumira žive biljke ili njihove djelove
- **Parazitoid** – Kukci koji polažu svoja jaja u drugim organizmima (domaćinima), vrlo često drugim kukcima, a ličinke koje se izvaljuju iz jaja hrane se svojim domaćinom neizbježno ga vodeći u smrt
- **Patogen** – Organizam koji utječe na fiziologiju svoga domaćina i uzrokuje bolest

Brojna imena za organizme koji iskorištavaju druge organizme često unose nepotrebnu zbrku

- Izraz herbivori ima malu upotrebnu vrijednost. Između herbivora koji pojede čitavu biljku, i tako je ukoni iz populacije, i predatora koji pojede svoj plijen nema nikakve bitne razlike. S druge strane, herbivor koji pojede dio biljke (npr. hrani se listovima) i time je ne ubija funkcionira na isti način kao i parazit.
- Parazitoid ubija žrtvu pa između njega i predatora nema bitne razlike
- Dva su temeljna kriterija za podjelu koja prevladava ove probleme:
  - 1. Da li interakcija ima za posljedicu **smrt žrtve**
  - 2. **Trajanje interakcije** (**duga interakcija** koja znači da konzument tijekom svog života napada relativno **mali broj žrtava** ili **kratka interakcija** koja znači da konzument tijekom svog života napada relativno **veliki broj žrtava**)

Predatori, paraziti i patogeni utječu na strukturu i dinamiku populacija plijena i domaćina

Predatori i paraziti mogu na svoj plijen i domaćine djelovati i na suptilnije načine

Predacija/parazitizam može uzrokovati međusobno povezane oscilacije populacija plijena/domaćina i predatora/parazita

Lotka-Volterrin model predacije (Lotka, 1925; Volterra, 1926)
Model se temelji na ideji da su stope rasta populacija predatora (P) i plijena (H) funkcije veličine obaju populacija:

$$dH/dt = f(H, P)$$
$$dP/dt = g(H, P)$$

Rast populacije plijena:

$$\mathbf{dH/dt = rH - pHP}$$

Gdje su:
dH/dt – promjena veličine populacije plijena

rH – eksponencijalna stopa rasta populacije plijena u odsutnosti predatora
pHP – stopa mortaliteta populacije plijena uzrokovana predacijom

p - Samo će jedan dio susreta predatora s plijenom završiti predacijom. Taj je udio u jednadžbi prikazan koeficijentom **p** koji predstavlja **efikasnost predacije**

HP - Izraz za predaciju polazi od ideje da će stopa predacije biti veća što je broj jedinki predatora i plijena veći (veći je broj susreta između predatora i plijena pa je i veća vjerojatnost interakcija). To je u jednadžbi prikazano produktom **HP.**

Rast populacije predatora:

$$dP/dt = apHP - dP$$

Gdje su:
dP/dt – promjena veličine populacije predatora
apHP – stopa rasta populacije predatora. Stopa rasta je proporcionalna broju uhvaćenog plijena što je dano izrazom **pHP**. Međutim, predator ne može svu energiju sadržanu u plijenu upotrijebiti za svoj rast (efikasnost proizvodnje nije 100%). Zbog toga je efikasnost kojom predator konzumiranu hranu pretvara u populacijski rast u jednadžbi prikazana koeficijentom **a**
dP – stopa mortaliteta populacije predatora čiji je uzrok izvan sustava (nije ovisna o broju jedinki plijena)

Određivanje ravnotežnih vrijednosti predatora (P*) i plijena (H*)

- 1. Ravnotežna veličina predatora (P*) – gustoća populacije predatora kod koje je rast populacije plijena jednak nuli

$$dH/dt = rH - pHP$$
$$dH/dt = 0 \rightarrow rH = pHP \rightarrow P^* = r/p$$

- 2. Ravnotežna veličina plijena (H*) – gustoća populacije plijena kod koje je rast populacije predatora jednak nuli

$$dP/dt = apHP - dP$$
$$dP/dt = 0 \rightarrow apHP = dP \rightarrow H^* = d/ap$$

Izokline nultog rasta
Ako se izokline nultog rasta predatora i plijena prikažu na istom grafu postat će jasno da Lotka-Volterrin matematički model predacije predviđa međusobno povezane oscilacije populacija plijena i predatora

Volterrino pravilo
Volterra (1926) je pokazao da ukoliko se ubaci dodatna konstantna smrtnost (D) u obje populacije (plijena i predatora), ravnotežna veličina populacije predatora će se smanjiti

$$P = (r - D)/p$$

dok će se ravnotežna veličina populacije plijena povećati

$$H = (d + D)/ap$$

Dakle, određeni dodatni izvor smrtnosti (na primjer izlovljavanje od strane čovjeka) će povećati populaciju plijena na račun njihovih predatora

Nedostaci modela

- Glavni nedostatak Lotka-Volterrinog matematičkog modela predacije, a to je njegova **neutralna stabilnost**, proizlaze iz činjenice da model nema u sebi ugrađenu ovisnost o gustoći

- Prema modelu, populacija plijena raste eksponencijalno, a **odgovor predatora** (izražen kroz povećanje broja ili kroz stopu konzumacije plijena) na gustoću plijena je linearan. Drugim riječima, gustoća plijena nema utjecaja na vjerojatnost da jedinka plijena bude pojedena.

Odgovor predatora na promjene gustoće plijena

- Koji je odgovor populacije plijena na promjene gustoće populacije plijena?
- Kanadski ekolog Holling (1959) je dao dva odgovora na ovo pitanje:
  - **Numerički odgovor** – na povećanje gustoće plijena populacija predatora odgovara kroz povećanje broja jedinki u svojoj populaciji (bilo zbog veće stope reprodukcije, bilo zbog imigracije jedinki iz susjednih područja)
  - **Funkcionalni odgovor** - na povećanje gustoće plijena populacija predatora odgovara kroz povećanje stope konzumacije plijena
  - **Ukupni odgovor** – ukupni odgovor predatora na povećanje gustoće plijena matematički je izražen kao produkt numeričkog i funkcionalnog odgovora

Odgovor predatora na gustoću plijena nije linearan

- Jedna od pretpostavki Lotka-Volterrinog modela predacije je ta da će individualna (*per capita*) stopa konzumacije plijena od strane predatora rasti linearno s gustoćom plijena
- Kako je u modelu stopa predacije opisana izrazom pHP, to znači da će za danu gustoću populacije predatora (P) stopa predacije rasti u direktnoj proporciji s gustoćom plijena (H)
- Holling (1959) je izrazio sumnju u linearnost odnosa između broja jedinki plijena pojedenih po predatoru i gustoće plijena, te je pored linearnog ponudio još dva tipa funkcionalnih odgovora

Tipovi funkcionalnih odgovora:
TIP I: Predstavlja linearan odnos između stope konzumacije i gustoće plijena koji je pretpostavka Lotka-Volterrinog modela. Ovaj je tip odgovora karakterističan za vodene organizme koji se hrane filtracijom vode i kod kojih je učestalost susretanja plijena izravno proporcionalna s njegovom gustoćom
TIP II: Opisuje situaciju u kojoj broj jedinki plijena konzumiranih po predatoru u početku raste brzo s porastom gustoće plijena, nakon toga usporava i kod određene gustoće plijena dostiže zasićenje (ne mijenja se s daljnjim povećanjem gustoće plijena)
TIP III: Sličan je Tipu II u pogledu gornje granice konzumacije plijena, ali se razlikuje u odgovoru predatora koji je potisnut i kod niske gustoće plijena. Funkcionalni odgovor tipa III opisan je sigmoidnom krivuljom

Funkcionalni odgovor tipa I: Proporcija konzumiranog plijena je konstantna. Karakteristično za filtratore
Funkcionalni odgovor tipa II: Proporcija konzumiranog plijena opada s gustoćom plijena. Ovaj je tip odgovora karakterističan za organizme koji imaju genetički fiksiran koncept plijena i tehnike njegovog lova (većinom beskralježnjaci). Kako se povećava gustoća plijena tako se kod ovih organizama smanjuje ukupno vrijeme potrošeno na traženje i lovljenje plijena, dok se povećava vrijeme potrošeno na konzumaciju plijena
Funkcionalni odgovor tipa III: Proporcija konzumiranog plijena raste u početku s porastom gustoće plijena, a potom opada. Ovaj je tip odgovora karakterističan za organizme koji imaju dobro razvijen živčani sustav i koji su sposobni učiti (uglavnom kralježnjaci). Da bi plijen bio poželjan njegova gustoća mora biti zadovoljavajuće visoka i to je ono što uzrokuje vremensko kašnjenje između početka rasta plijena i trenutka kada predator taj rast uoči

Dinamika funkcionalnog odgovora Tipa II
"Disk jednadžba" (Holling, 1959)

$$T = T_S + T_H E$$

Gdje su:
T - ukupno vrijeme koje predator potroši na svoje hranjenje

T_S - (vrijeme traženja) – vrijeme koje predator potroši na traženje plijena
T_HE - (vrijeme "rukovanja") – vrijeme koje predator potroši na konzumaciju plijena
T_H - vrijeme rukovanje prilikom jednog susreta predatora i plijena
E - broj susreta između predatora i plijena (stopa konzumacije)

$$T = T_S + T_HE$$
$$T_S = T - T_HE$$

Broj susreta ili broj konzumiranog plijena (**E**) jednak je produktu vremena traženja (**$T - T_HE$**), gustoće plijena (**H**), te konstante koja označava efikasnost traženja plijena (**a** – broj nađenih jedinki plijena po jedinici vremena):

$$E = a(T - T_HE)H$$

Diski jednadžba:

$$E = (aHT)/(1 + aHT_H)$$

1.Kada je plijen rijedak , izraz aHT_H je mali u usporedbi s 1, pa je E približno jednako izrazu aHT, dakle stopa konzumacije je direktno proporcionalna s gustoćom plijena
2.Kada je plijen brojan, izraz aHT_H je velik u usporedbi s 1, pa je E približno jednako omjeru T/T_H (maksimalni broj plijena koji može biti uhvaćen u vremenu T). Dakle, T_S je približno jednak nuli, pa je E proporcionalno T_H

Uvođenje ovisnosti o gustoći u Lotka-Volterrin matematički model predacije

- *Glavni nedostatak Lotka-Volterrinog modela proizlazi iz pretpostavke da je odgovor predatora na gustoću plijena linearan*
- *Lotka-Volterrin model predacije može se učiniti realnijim ukoliko se u njega ugradi ovisnost o gustoći*
- *Ugrađivanje ovisnosti o gustoći u model preadcije modificira položaj izoklina nultog rasta na grafu*

Utjecaj promjene položaja (rotacije izoklina) na stabilnost predator-plijen sustava

Rotacije izoklina u smjeru kazaljke na satu djeluju stabilizirajuće na sustav, dok rotacije u smjeru obrnutom od kazaljke destabiliziraju sustav. Rotacijom izoklina se položaj rezultantnih vektora mijenja u odnosu na položaj izoklina.

Utjecaj oblika i položaja izoklina na stabilnost predator-plijen sustava

Michael L. Rosenzweig i Robert H. MacArthur (1963) su pokazali da određeni biološki faktori mogu promjeniti ne samo položaj izoklina već i njihov oblik:

1. Promjene oblika izokline plijena

- *U odsutnosti predatora (ili kod male gustoće predatora), populacija plijena je ograničena nosivim kapacitetom okoliša (K), dakle svojom vlastitom gustoćom. Kao rezultat izoklina plijena savija prema osi plijena i sječe je kod vrijednosti K. Dakle, ovaj model slijedi logistički rast. U ovom je slučaju savijanje izokline ekvivalentno njenoj rotaciji u smjeru kazaljke što ima stabilizirajuće djelovanje*
- *Kod male gustoće plijena stopa novih jedinki koje se pridodaju populaciji može biti vrlo mala što ograničava populaciju plijena i uzrokuje savijanje izokline plijena prema osi plijena i kod njegove male gustoće. Na taj način izoklina plijena poprima karakterističan grbavi oblik. Ovo je savijanje izokline kod male gustoće ekvivalentno njenoj rotaciji u smjeru obrnutom od kazaljke što ima destabilizirajuće djelovanje*
- *S druge strane, kada je plijen rijedak predator može imati poteškoća u njegovom pronalaženju (npr. zbog toga što veća proporcija plijena može naći dobro sklonište). To smanjuje predaciju, pa populacija plijena može opstati i kod veće gustoće predatora. Grafički to korespondira sa savijanjem lijevog kraka izokline plijena prema gore, što ima stabilizirajuće djelovanje (savijanje prema gore je ekvivalentno rotaciji u smjeru kazaljke)*

2. Promjene oblika izokline plijena

- *Kako populacija predatora raste tako rastu i njene potrebe za hranom pa predatori moraju uhvatiti puno više plijena da bi održali svoju populaciju na konstantnoj razini. Pored toga socijalne interakcije između jedinki plijena (npr. teritorijalnost) dodatno će reducirati njihovu efikasnost u korištenju plijena. Rezultat toga je sve jače savijanje izokline predatora prema desno. Ograničenost pogodnim mjestima za parenje i/ili s alternativnim plijenom može dodatno ograničiti populaciju predatora neovisno o populaciji plijena, pa će to rezultirati time da će kod visoke gustoće plijena izoklina predatora postati horizontalna*
- *Prelazak na alternativni plijen omogućava populaciji predatora da raste u odsutnosti prvog plijena. U tom slučaju izoklina predatora rotira u smjeru kazaljke na satu (stabilizirajući utjecaj) i u ekstremnom slučaju postaje gotovo horizontalna, što znači da je rast populacije predatora potpuno neovisan o gustoći populacije prvog plijena*

Utjecaj oblika i položaja izoklina na stabilnost predator-plijen sustava

- *Kada izoklina plijena ima grbavi oblik tada će sustav biti nestabilan ukoliko izoklina predatora sječe izoklinu plijena u njenom rastućem dijelu (lijevo od maksimuma), što ima za rezultat divergirajuće oscilacije predatora i plijena (oscilacije koje idu spiralno prema vani; udaljuju se od zajedničke točke ravnoteže). Dakle, točka ravnoteže je nestabilna*
- *Kada izoklina plijena ima grbavi oblik tada će sustav biti stabilan ukoliko izoklina predatora sječe izoklinu plijena u njenom opadajućem dijelu (desno od maksimuma), što ima za rezultat konvergentne oscilacije predatora i plijena koje idu u pravcu dostizanja stabilne zajedničke točke ravnoteže (oscilacije idu spiralno prema unutra približavajući se zajedničkoj točki ravnoteže)*

Predator-plijen sustav može imati dvije stabilne ravnotežne točke

- *Kada izoklina plijena ima grbavi oblik, a predator ima mogućnost prelaska na alternativni plijen, tada se ove dvije izoline mogu sjeći na dva mjesta. U ovom slučaju je desna zajednička ravnotežna toča stabilna, dok je lijeva nestabilna*
- *Kada plijen kod male gustoće ima pribježište (sklonište), tada se izokline plijena i predatora mogu sjeći u tri točke, od kojih su krajnje ravnotežne točke stabilne, dok je središnja nestabilna.*

Uvjeti za stabilnost predator-plijen sustava mogu se odrediti i na grafu koji prikazuje krivulje funkcionalnog odgovora predatora i stope obnavljanja populacije plijena

Pribježište omogućava opstanak za populacije plijena i domaćina

- Ukoliko populacija plijena/domaćina ima pribježište u kojem je eksploatacijska moć predatora/parazita ograničena, to će omogućiti opstanak plijena/domaćina i stabilizaciju njihovih interakcija
- Pribježište ne mora uvijek biti skrovište (fizički prostor). Ulogu pribježišta mogu imati i mnogi drugi faktori od kojih neki nemaju nikakve veze s prostorom

Gausovi eksperimenti s praživotinjama pokazali su da dodatak pribježišta za populaciju plijena može rezultirati uspostavljanjem stabilnih oscilacija populacija predatora i plijena

Huffakerov eksperiment:

- *Huffakerov eksperiment s dvije vrste grinja od kojih je jedna plijen koji se hrani narančom, a druga je predator koji se hrani prvom vrstom. Huffaker je različitim rasporedom naranči i gumenih lopti slične veličine pokušao dobiti uvjete u kojima će predator i plijen proizvesti stabilne oscilacije. Udaljenost između naranči usporavala je rasprostranjenje predatorske grinje i davala mogućnost vrsti koja je plijen da se obnovi migracijom s drugih naranača (Huffaker, 1958)*

- *Eksperiment s 40 pozicija nije proizveo oscilacije, ali kada je Huffaker proizveo složenije uvjete u okolišu (naranče su raspoređene duž 120 mogućih pozicija, između nekih pozicija su napravljene barijere od vazelina, na nekim mjestima su postavljeni vertiklani štapići pomoću kojih se grinje koje su plijen mogu lakše rasprostranjivati leteći zrakom pomoću malih padobrana i tako savladavati barijere što predator nije mogao) rezultat su bile oscilacije koje su trajale oko 8 mjeseci.*

Model koji opisuje dinamiku populacija parazitoida i domaćina (Nicholson i Bailey, 1935)
Nicholson i Bailey su u želji da prevladaju nedostatke Lotka-Volterrinog modela predacije razvili vlastiti model koji opisuje dinamiku populacija parazitoida i domaćina

Ovaj se model temelji na dvije pojednostavljene pretpostavke:
1.Broj parazitoida je određen jedino stopom slučajnog susretanja domaćina (nije ovisan o gustoći)
2.Broj domaćina raste eksponencijalno (nije ovisan o gustoći), a jedinke domaćina se uklanjaju iz populacije kroz slučajne susrete s parazitoidima

Bitna razlika između predator-plijen i parazitoid-domaćin odnosa je u tome što svaki susret između predatora i plijena završava eliminacijom jedinke plijena iz populacije, čime je ponovni susret s tom jedinkom plijena nemoguć. Nasuprot tome, parazitoid ne uklanja trenutačno domaćina iz populacije, pa pojedini domaćin može biti više puta pronađen od strane parazitoida, ali u pravilu samo onaj parazitoid koji je prvi pronašao domaćina može računati na uspjeh (parazitoidi najčešće polažu jaja samo u domaćinu koji nije napadnut)

H(t) *– Broj domaćina u populaciji u generaciji t*
$\boldsymbol{H_a}$ *– Broj domaćina koji je napadnut od parazitoida i time uklonjen iz populacije*
P(t) *– Broj parazitoida u populaciji u generaciji t*

Broj domaćina u narednoj generaciji, H(t+1) jednak je broju nenapadnutih domaćina iz prethodne godine (H(t) – H_a) pomnoženim sa stopom fekunditeta domaćina (b):

$$\boldsymbol{H(t+1) = b\,(H(t) - H_a)}$$

Svaki napadnuti domaćin omogućava razvitak određenog broja potomaka parazitoida (c), pa se broj parazitoida u sljedećoj generaciji može opisati kao:

$$\boldsymbol{P(t+1) = cH_a}$$

Drugim riječima domaćini koji nisu napadnuti se reproduciraju, a oni koji su napadnuti ne produciraju nove domaćine, već nove parazitoide. Dakle, dinamika populacija parazitoida i domaćina će prvenstveno ovisiti o broju napadnutih domaćina, a ne o ukupnom broju domaćina u populaciji.

Matematički izraz za stopu napadnutosti domaćina (H_a) kao funkciju gustoće populacija domaćina i parazitoida
Pretpostavka modela je da parazitoid pronalazi svog domaćina slučajno s efikasnošću pronalaženja ***a***
Ukoliko se susreti između parazitoida i domaćina događaju slučajno onda je proporcija domaćina koji su imali određeni broj susreta s domaćinom definirana Poissonovom raspodjelom:

$$\boldsymbol{P(x) = (M^x\, e^{-M})/x!}$$

gdje je M prosječan broj susreta po domaćinu

Parazitoid će položiti jaja samo u domaćinu koji nije napadnut, a proporcija domaćina koji nisu imali susret s parazitoidom (x = 0) biti će:

$$\boldsymbol{P(0) = M^0\, e^{-M}/0! = e^{-M}}$$

Vjerojatnost susreta između parazitoida i domaćina direktno je proporcionalna broju parazitoida, pa će prosječan broj susreta po domaćinu (M) biti ***M = aP(t)****. Iz toga proizlazi da će proporcija napadnutih domaćina u populaciji biti:*

$$\boldsymbol{H_a = 1 - e^{-aP(t)}}$$

A broj napadnutih domaćina:

$$\boldsymbol{H_a = H(t)\,(1 - e^{-aP(t)})}$$

Ako se izraz :

$$H_a = H(t)\,(1 - e^{-aP(t)})$$

uvrsti u jednadžbe za H(t+1) i P(t+1) dobiju se osnovne formule za Nicholson-Baileyev model:

$$H(t+1) = b\,H(t)\,(e^{-aP(t)})$$
$$P(t+1) = c\,H(t)\,(1 - e^{-aP(t)})$$

Uz pomoć određenih modifikacija Nicholson-Baileyevom modelu se može povećati stabilnost

- *Jedna od najočitijih modifikacija sastojala bi se u tome da se eksponencijalni rast domaćina zamjeni rastom ovisnim o gustoći. Beddington et al. (1975) su to postigli ugrađivanjem u jednadžbu za rast domaćina izraza koji je identičan izrazu za ovisnost o gustoći u logističkom modelu. Slično bi se i rast populacije parazitoida mogao učiniti ovisnim o gustoći (s gustoćom opada stopa fekunditeta, kao i efikasnost traženja domaćina)*
- *Druga modifikacija koja bi povećala stabilnost modela sastojala bi se u ugrađivanju nelinearnog funkcionalnog odgovora parazitoida na gustoću domaćina*

Model infekcije

Matematički model dinamike populacija mikroparazita koji izazivaju bolesti

- *U svakom trenutku populacija domaćina sastoji se od tri tipa jedinki:*
  - *1. **Osjetljive jedinke** – to su jedinke koje još nisu inficirane, a mogu biti inficirane*
  - *2. **Inficirane jedinke** – ove jedinke prenose bolest na osjetljive jedinke*
  - *3. **Oporavljene jedinke** – jedinke koje su bile inficirane, ali su se oporavile od bolesti i imune su na ponovnu infekciju*
- *Model koji se bavi dinamikom ovih triju stanja domaćina predstavlja dinamiku populacije patogena (parazita koji izaziva bolest) i taj se model zove **model infekcije***

Primjena modela infekcije

- *Model infekcije nalazi veliku primjenu u zaštiti ljudskog zdravlja*
- *Svaki se program imunizacije populacije protiv infektivnih bolesti mora temeljiti na činjenici da broj imuniziranih ljudi treba biti dovoljno velik kako bi se broj osjetljivih jedinki u populaciji spustio ispod granične veličine (S_G)*
- *Kako odrediti proporciju populacije koja bi trebala biti cijepljena?*

TEORIJA OPTIMALNE PREHRANE

“Teorija optimalne prehrane”

- Krećući se kroz stanište predator susreće potencijalni plijen
- Svaki put kada naiđe na plijen predator ima mogućnost izbora: (1) uhvatiti i pojesti plijen, što traži utrošak vremena i energije; ili (2) propustiti plijen i nastaviti s traženjem poželjnijeg plijena. Koju će odluku predator donijeti ovisit će o odnosu između koristi i cijene (costs and benefits)
- Predator bi se trebao ponašati na način da ostvari najveću moguću korist (pojede što više hrane) uz plaćanje najmanje moguće cijene (utrošak vremena i energije)
- Ekološka teorija koja se bavi analizom cijene i koristi prilikom izbora plijena od strane predatora naziva se **“teorija optimalne prehrane”**

Predatori mogu odabrati optimalni broj različitih vrsta plijena koje uključuju u svoju prehranu

- McArthur i Pianka (1966) su postavili grafički model optimalnog broja vrsta koje predatori uključuju u svoju prehranu (“širina prehrane”)
- Model polazi od pretpostavke da najbolja selekcija hrane smanjuje na minimum vrijeme potrebno za pronalaženje i hvatanje plijena (to je vrijeme za predatora cijena jer nije utrošeno na hranjenje)

Klasični model optimalnog izbora plijena (Krebs i Davies, 1981)
Pretpostavimo da predator susreće dvije vrste plijena koje imaju sljedeće značajke:
E_1, E_2 - *Energetska vrijednost plijena 1 i 2*
h_1, h_2 -*Vrijeme rukovanja s plijenom 1 i 2*
E_1/h_1, E_2/h_2 - *Profitabilnost plijena 1 i 2 (dobitak energije po jedinici vremena potrošenog na rukovanje)*

Pretpostavimo da je plijen 1 profitabilniji od plijena 2:

$$E_1/h_1 > E_2/h_2$$

ODLUKA PREDATORA:
1.Kada susretne plijen 1 trebao bi ga uvijek pojesti. Dakle, izbor profitabilnijeg plijena 1 ne ovisi o abundanciji manje profitabilnog plijena 2

2.Kada susretne plijen 2 trebao bi ga pojesti ukoliko vrijedi:

Dobitak od pojedenog plijena 2 > Dobitak od ignoriranja plijena 2 i traženje profitabilnijeg plijena 1
ili
$$E_2/h_2 > E_1/(h_1 + S_1)$$
gdje je S_1 vrijeme potrebno za pronalaženje plijena 1

Uvjet za generalizaciju (prehranu predatora s obje vrste plijena):

$$E_2/h_2 > E_1/(h_1 + S_1)$$
$$S_1 > (E_1 h_2 / E_2) - h_1$$

1.Izbor manje profitabilnog plijena 2 (generalizacija) ovisit će o abundanciji profitabilnijeg plijena 1
2.Odluka o specijalizaciji ovisi o S_1, ali ne i o S_2
3. Specijalizaciju favoriziraju: veća stopa susretanja plijena 1, veća energetska vrijednost plijena 1, te kraće vrijeme rukovanja s plijenom 1

"Teorem marginalne vrijednosti" (Charnov, 1976)

- ***"Teorem marginalne vrijednosti"*** *je grafički model koji omogućava prognozu određenih ekonomskih odluka organizama vezanih za njihovu prehranu*
- *Neke od ekonomskih odluka koje se temelje na analizi cijene i koristi su:*
  - *Da li češće ići po manju količinu hrane, ili ići manje puta i svaki put uzeti veću količinu hrane (sve to kao funkcija udaljenosti mjesta na koje se ide po hranu)*
  - *Koliko se dugo zadržati u staništu ili kada napustiti stanište i potražiti drugo s većom količinom hrane*

Korištenje teorema marginalne vrijednosti u prognozi koliko dugo će se organizam zadržati u pojedinom staništu ("Model optimalnog korištenja staništa")

- *Najveći dio plijena nalazi se u pojedinim dijelovima staništa u kojima je zbog povoljnih uvjeta abundancija plijena visoka, a ti su dijelovi staništa odjeljeni neprikladnim staništima u kojima plijena nema ili je njegova abundancija niska*
- *Predatori u potrazi za plijenom moraju putovati između povoljnih staništa, te su često suočeni s dilemom da li napustiti stanište i plijen potražiti negdje drugdje, ili još malo ostati (ako otiđu prerano trošit će puno vremena na putovanje a za mali dobitak, ako ostanu predugo trošit će puno vremena na neefikasno traženje)*

***Krivulja dobitka f (T_S)**:*
- "Model optimalnog korištenja staništa" se temelji na ideji da kvaliteta područja opada s vremenom kako predator hvata plijen i time smanjuje njegovu količinu u staništu
- Krivulja dobitka (kumulativna količina konzumiranog plijena) u početku raste velikom brzinom, međutim kako predator smanjuje količinu plijena tako i konzumacija plijena po jedinici vremena opada, pa ukupni dobitak počinje stagnirati

Prosječna stopa dobitka u danom staništu [$f(T_s)$] određena je količinom konzumirane hrane [$P(T_s)$] podjeljenom sa sumom vremena traženja (T_s) i vremena potrebnog za putovanje između dvaju staništa (T_t):

$$f(T_S) = P(T_S)/(T_S + T_t)$$

*Količina konzumiranog plijena se može prikazati sa sljedećom jednadžbom, gdje je **N** ukupna količina plijena u staništu, dok je **a** efikasnost predacije:*

$$P(T_S) = aNT_S /(1+ aT_S)$$

Optimalno vrijeme odustajanja (vrijeme provedeno u staništu do trenutka kada ga predator odluči napustiti; T_s) određeno je vremenom putovanja (koliko vremena predatoru treba da stigne do novog povoljnog staništa) i efikasnošću predacije (a):*

$$T_S^* = \sqrt{(T_t/a)}$$

Grafičko rješenje "Teorema marginalne vrijednosti"

Glavni zaključci modela:

- *Vrijeme boravka predatora u staništu opada kako vrijeme putovanja do sljedećeg povoljnog staništa opada (kada je novo povoljno stanište blizu tada se isplati brzo napustiti postojeće stanište čim kvaliteta prehrane malo opadne)*
- *Vrijeme boravka predatora u staništu opada s porastom stope iscrpljivanja plijena (s porastom efikasnosti predacije)*
- *Vrijeme boravka predatora u staništu nije ovisno o ukupnoj količini plijena*

"Idealna slobodna raspodjela" (Fretwell, 1972)

- *Model koji prognozira rješenje dileme između obilja hrane i broja kompetitora naziva se **"Idealna slobodna raspodjela"** (Fretwell, 1972)*
- *Ukoliko organizmi mogu birati između bogatog i siromašnog staništa, prvi će kolonizatori odabirati bogato stanište, koje će dolaskom sve većeg broja kompetitora postajati sve manje profitabilno. U jednom će trenutku novim kolonizatorima biti isplativije naseliti siromašno stanište, jer je tamo kompeticija manja pa je dobitak po jedinki veći nego u bogatijem staništu*
- *Drugim riječima, kompetitori podešavaju svoju raspodjelu u odnosu na kvalitetu staništa na način da svaka jedinka ostvari maksimalni mogući dobitak*

3. MUTUALIZAM

- Mutualizam je obostrano koristan odnos između dviju jedinki ili vrsta
- Neke jedinke mogu živjeti i bez njihovih mutualističkih partnera pa se taj odnos naziva **fakultativni mutualizam**
- Druge su jedinke toliko ovisne o mutualističkom odnosu da izvan njega ne mogu živjeti. Takav se odnos naziva **obligatni mutualizam**
- Mutualistički odnosi su privlačili manju pažnju ekologa od kompeticije i eksploatacije na temelju čega bi se mogao izvesti pogrešan zaključak da su mutualističke interakcije u prirodi rijetke. Naprotiv, mutualizam je sveprisutna pojava u prirodi

Sveprisutnost mutualizma

- Gotovo da nema nijednog organizma na Zemlji koji nije u mutualističkom odnosu s barem jednim drugim organizmom
- Bez mutualističkih interakcija mnoge se biljke ne bi mogle oprašivati, niti bi se njihovo sjemenje moglo rasprostranjivati; mnoge biljke ne bi mogle doći do potrebnog dušika; mnogi organizmi ne bi mogli probaviti mnoge sastojke hrane; ne bi postojali lišaji niti koraljni grebeni itd.
- Biomasa bakterija koje žive u tijelu svih ljudi na Zemlji iznosi 0.012 Gtona ugljika (1 Gtona = 10^{15} g) i veća je od biomase svih kitova koji žive na Zemlji. Većina interakcija između ljudi i tih bakterija je mutualistička
- Višestanični organizmi na Zemlji su vjerojatno nastali kao rezultat mutualističkih odnosa između jednostavnijih organizama

Mutualizam i Simbioza

Simbioza je vrlo prisna (često obligatna) asocijacija dviju vrsta koja može imati različite učinke na njih.
Simbioza uključuje **mutualizam** (obostrano koristan odnos); **parazitizam** (odnos pozitivan za parazita a negativan za domaćina); te **komenzalizam** (odnos pozitivan za komenzala a neutralan za domaćina)

Tipovi mutualizma:

Najveći broj vrlo raznolikih mutualističkih interakcija se može svrstati u jedan od tri osnovna tipa mutualizma:

1. Trofički mutualizam – podrazumijeva specijalizaciju partnera za uzajamnu pomoć u dobivanju energije i hranjiva (npr. lišajevi, mikorize, bakterije koje fiksiraju dušik, zooxantelle i koralji, crijevna flora, luminiscentne bakterije itd.)
2. Obrambeni mutualizam – uključuje vrste koje od svojih partnera dobivaju hranu ili zaklon, a zauzvrat ih brane od herbivora, parazita ili predatora (npr. rak i vlasulja, ribe i vlasulje, «čistači», mravi i akacije itd.)
3. Rasprostranjivački mutualizam – u pravilu uključuje životinje koje prenose polen od cvijeta do cvijeta za što su nagrađeni nektarom, ili rasprostranjuju sjemenke konzumirajuću plodove kao nagradu (npr. oprašivanje i rasprostranjenje sjemenaka, mravi koji uzgajaju gljivice itd.)

4. KOEVOLUCIJA

Koevolucija smješta interakcije između populacija u evolucijski kontekst

- Kada su dvije populacije ili vrste u interakciji, tada će evolucija svake od njih dijelom biti odgovor na utjecaj druge populacije/vrste. Takav recipročni evolucijski odgovor populacija ili vrsta koje su u interakciji naziva se **koevolucija**
- **Koevolucija** je evolucija značajki kod dvije ili više vrsta kada su te značajke selekcionirane kroz uzajamne interakcije tih vrsta
- **Koevolucija** je proces kojim jedinke dviju ili više vrsta recipročno pridonose selekciji njihovih značajki
- **Koevolucijom** mogu rezultirati kako antagonističke (predacija, parazitizam, kompeticija), tako i mutualističke interakcije

- Uz proces koevolucije je tijesno povezan fenomen specijalizacije koji predstavlja situaciju u kojoj vrste stupaju u interakcije s ograničenim brojem drugih vrsta
- Vrste mogu duž svog geografskog raspona biti izložene različitim intezitetima specijalizacije i koevolucije

Tipovi koevolucije

- **Populacijska koevolucija** – koevolucija koja rezultira lokalnim specijalizacijama kod mutualista
- **Koevolucija vrsta** – koevolucija koja vodi k specijalizaciji koja se javlja u istom obliku i s istim intezitetom duž cijelog geografskog raspona vrsta koje su u interakciji
- **Difuzna koevolucija** – koevolucija unutar širokog raspona vrsta čije su međusobne interakcije različitog inteziteta

VI. EKOLOGIJA ZAJEDNICA

- **Koncept zajednice**
- **Struktura zajednica**
- **Razvitak zajednica**
- **Biološka raznolikost**

1. KONCEPT ZAJEDNICE

Zajednica je skupina populacija, ali prilikom odabira skupa populacija ekolozi se mogu poslužiti različitim kriterijima:
1. Filogenetski kriterij – skup populacija filogenetski srodnih vrsta (**taxocene**)
2. Resursni kriterij - skup populacija koje slične resurse koriste na sličan način (**guilds; "cehovi")**
3. Geografski kriterij – skup populacija koje obitavaju na istom geografskom području (**zajednica**). Dakle, zajednica nije definirana niti tipom interakcija, niti evolucijskom srodnošću između populacija (iako se ti odnosi odražavaju na zajednicu), već je definirana prvenstveno prisutnošću populacija na istom mjestu

Pristupi u određivanju zajednica
- **Fizčki određene zajednice**
  - Zajednice su određene fizčkim uvjetima u staništu. U ovom se slučaju zajednica može definirati kao skupina vrsta (populacija) koje se mogu naći u određenom tipu staništa. Biomi su skupine zajednica koje se međusobno razlikuju upravo s obzirom na ovaj kriterij (npr. pustinjske zajednice, zajednice travnjaka, šumske zajednice itd.)
- **Taksonomski određene zajednice**
  - Zajednice koje su dominantno određene prisustvom jedne ili više vrsta koje svojim brojem (biomasom) i važnošću daju pečat toj zajednici (npr. bukova šuma, hrastova šuma, borova šuma, livada morskih cvjetnica itd.)
- **Statistički određene zajednice**
  - Zajednice koje se sastoje od skupine vrsta (populacija) čije su abundancije značajno korelirane (pozitivno ili negativno) u prostoru i vremenu
- **Interakcijama određene zajednice**
  - Zajednice koje se sastoje od skupine vrsta (populacija) čije međusobne interakcije značajno utječu na njihove abundancije

Koncepti zatvorene i otvorene zajednice
- **Koncept zatvorene zajednice**
  - Raniji su autori funkcionalne odnose između skupina vrsta držali analognima fiziološkim odnosima između različitih dijelova tijela (zajednica kao **superorganizam**)
  - Najutjecajniji zagovarač ovog **organizmičkog** pogleda na zajednicu bio je F.E. Clements koji je zajednicu vidio kao odvojenu jedinicu s oštrim granicama, koju karakterizira jedinstvena organizacija.
  - Clements je vjerovao da su vrste koje čine zajednicu međusobno blisko povezane, te da ekološke granice distribucije svake od vrsta koincidiraju s distribucijom zajednice kao cjeline. Takav se tip organizacije zajednice naziva **zatvorena zajednica**
- **Koncept otvorene zajednice**
  - H.A. Gleason je zagovarao suprotan, **individualistički** koncept zajednice, koji sugerira da je zajednica slučajni skup populacija koje su razvile adaptacije koje su im omogućile da žive zajedno na određenom području

– Prema Gleasonu se svaka vrsta distribuira nezavisno o drugim vrstama iz zajednice, pa se takva organizacija naziva **otvorena zajednica**

Ekoton
- Stanište koje se nalazi na prijelazu između dva ili više bitno različita staništa.
- Ekotoni su rubovi zatvorenih zajednica i predstavljaju područja brze izmjene vrsta duž gradijenta uvjeta u okolišu

Kontinuum kao koncept u organizaciji zajednice
Metode za određivanje organizacije zajednice unutar koncepta kontinuuma

- **Gradijent analiza**
  – Prikaz i interpretacija abundancija vrsta duž kontinuiranog gradijenta fizičkih uvjeta u okolišu (gradijent se može temeljiti na bilo kojem broju varijabli okoliša kao što su: temperatura, salinitet, svjetlo, izloženost itd.)
- **Ordinacija**
  – Prikaz zajednica duž gradijenata fizičkih uvjeta u okolišu, ili duž jedne ili više osi, gdje udaljenosti duž tih osi odražava različitost u sastavu vrsta zajednica. Danas se koriste moderne statističke tehnike ordinacije poput Analize glavnih komponenata (PCA), Metode recipročnog uprosječivanja (Analiza korespondencije) itd.

2. STRUKTURA ZAJEDNICA

Strukturu zajednice čini slijedeće:

1. **Od kojih se elemenata sastoji zajednica**
2. **U kakvim su međusobnim odnosima ti elementi**

Struktura zajednice

- Zajednice su asocijacije populacija čije su značajke rezultat utjecaja fizičkih faktora okoliša, kao i interakcija između populacija, a konačni izgled zajednica oblikovan je evolucijskom poviješću vrsta koje ulaze u sastav zajednica
- Struktura zajednica uključuje s jedne strane njen izgled (kvantitativni i kvalitativni sastav), a s druge strane njenu dinamiku koja se ogleda kroz interakcije između populacija (ponajprije hranidbene interakcije, ali i sve druge)

Kvalitativni i kvantitativni sastav zajednica, te raspodjela jedinki između vrsta

- **Kvalitativni sastav**
  – Kvalitativni sastav zajednice podrazumijeva popis vrsta što predstavlja prvi elementarni opis zajednice
  – U 19. st. su europski prirodoslovci opisivali lokalne flore (biljne zajednice) preko popisa vrsta. Taj se postupak naziva floristička analiza ili fitosociologija (Braun-Blanquet, 1932, 1965)

- **Kvantitativni sastav**
  – Kvantitativni sastav podrazumijeva broj vrsta koje sadrži zajednica, što se često označava kao bogatstvo vrsta
- **Abundancije vrsta**
  – Važna strukturna značajka zajednica je ukupni broj jedinki u zajednici, te raspodjela tih jedinki po vrstama (abundancije vrsta)
  – Poznavanje abundancija vrsta je važno u procjeni raznolikosti zajednice, kao i u određivanju rijetkih, čestih, važnih i dominantnih vrsta u zajednici

Sastav vrsta u zajednicama

- Temelj za sastav vrsta u lokalnoj zajednici čini regionalna zaliha vrsta koja je u lokalnoj zajednici sužena kroz procese **selekcije staništa, sposobnosti rasprostranjenja** i **interspecijske interakcije.**
- Regionalna zaliha vrsta rezultat je **evolucijskih procesa, historijskih događaja** i **fizioloških ograničenja vrsta**

Funkcionalne skupine vrsta

- Budući da je vrlo teško studirati veliki broj vrsta , ekolozi često rade s ograničenim grupama organizama, tako što na primjer fokusiraju samo biljne zajednice, zajednice sisavaca ili kukaca. Drugi opet rade s grupama funkcionalno sličnih vrsta koje se kod životinja nazivaju **"cehovi"** (engl. **guilds**) i predstavljaju vrste koje na sličan način koriste slične resurse (npr. jedan "ceh" bi mogli biti jedači sjemenki u koje spadaju brojne vrste kukaca, sisavaca i ptica). Botaničari imaju sličan pristup pa biljne vrste udružuju u skupine na temelju **forme rasta**, što je kombinacija strukture biljaka i njihove dinamike rasta

Stalnost ili konstantnost

- **Stalnost ili konstantnost** označava stupanj u kojem se pojedina vrsta susreće u određenom tipu zajednice. Taj se parametar označava različitim izrazima kao što su **prisutnost** ili **prezentnost** (u postocima izražena prisutnost neke vrste u određenom tipu zajednice); **učestalost** ili **frekventnost**; ili **vezanost** za određeni tip zajednice
- Vrste kod kojih je stalnost vrlo mala se nazivaju **slučajne vrste**, dok se one s velikom stalnošću nazivaju **konstantne vrste**
- Vrste koje imaju veliku stalnost (konstantne vrste) se još nazivaju i **karakteristične vrste**. Broj karakterističnih vrsta u zajednici je u pravilu mali
- Karakteristične vrste ne moraju imati veliku brojnost

Relativne abundancije vrsta kao pokazatelj strukture zajednica

- Danski botaničar Christen Raunkiaer (1918) je prvi zapazio da abundancije vrsta u lokalnim zajednicama pokazuju pravilnu raspodjelu. Kada je na velikom broju primjera prikazao broj vrsta čije su abundancije pripadale određenoj kategoriji (kategorije su na osi x poredane u rastućem nizu), uvijek bi dobio krivulju koja je imala oblik obrnutog slova **J**. Ovaj obrazac sugerira da je u zajednici vrlo malo vrsta koje imaju veliku abundanciju (**dominantne vrste**), dok najveći broj vrsta ima malu abundanciju

Dominantne vrste

- Dominantne vrste u zajednici su one vrste koje svojom brojnošću (biomasom), ali i ulogom koju igraju u životu zajednice, dominiraju u njoj i daju joj određeni pečat.
- Uloga dominantnih vrsta u zajednici može biti toliko velika da se one ponekad nazivaju edifikatori ili graditelji zajednica (npr. hrast u hrastovoj šumi; morske cvjetnice u zajednici livada morskih cvjetnica itd.)

Brojni matematički modeli opisuju raspodjelu abundancija vrsta u zajednici:

1. Model logaritamske serije

Ovaj se model temelji na ideji da broj vrsta u svakoj abundancijskoj kategoriji slijedi logaritamsku seriju (Williams, 1964).

Ta se serija sastoji od izraza koji imaju sljedeći oblik:

$$\mathbf{ax, ax^2/2, ax^3/3, ..., ax^i/i}\ ,$$

gdje je x broj između 0 i 1, a *a* je proporcionalno broju vrsta u uzorku
Svaki izraz u seriji je jednak broju vrsta koje su u uzorku prisutne s *i* jedinki. Na primjer, izraz $ax^3/3$ predstavlja broj vrsta koji je zastupljen sa po tri jedinke

2. Model geometrijske serije

Ovaj se model temelji na konceptu zaposijedanja niše, gdje vrste zauzimaju određeno područje jedna za drugom i svaka zauzima konstantnu frakciju preostalih resursa (k) koja je određena jednadžbom:

$$k\,(1-k)^{i-1}$$

gdje je *i* redni broj vrste koja zaposijeda nišu.
Model, nadalje pretpostavlja da će abundancije vrsta biti direktno proporcionalne količini resursa, pa će abundancija prve vrste biti proporcionalna vrijednosti *k*, druge vrste vrijednosti k(1-k) itd.
Kada frakcija *k* varira od vrste do vrste, distribucija abundancija se približava logaritamskoj seriji.

3. Model slučajne podjele niše ili Model "slomljenog štapa"

- Robert MacArthur (1957) je predložio model po kojem je raspodjela abundancije vrsta u zajednici određene procesom koji podsjeća na slučajnu raspodjelu resursa koji su distribuirani duž kontinuuma resursnih tipova. Taj se model naziva **model slučajne podjele niša** ili **model "slomljenog štapa"**.
- MacArthur je svoj model predočio na način da je zamislio da su resursi jednoliko raspoređeni duž jednog štapa. Da bi se dobile relativne abundancije N vrsta u zajednici, štap treba po principu slučajnosti obilježiti na N-1 mjesta i zatim ga na označenim mjestima prelomiti. Svaki djelić štapa koji je nastao njegovim prelamanjem predstavlja jednu vrstu u zajednici, a dužina tog segmenta štapa predstavlja njenu abundanciju
- Kada se segmenti štapa poredaju duž logaritamske skale u opadajućem redosljedu s obzirom na njihovu dužinu, tada očekivane raspodjela dužina segmenata (tj. očekivana raspodjela abundancija vrsta) opada približno linearno

4. Log-normalna distribucija abundancija (Preston, 1948)

- Modeli geometrijske serije i slučajnog korištenja niše predstavljaju vrlo jednostavne procese podjele resursa između relativno malog broja vrsta
- Prema ovim modelima nove vrste koje dolaze u stanište zauzimaju bilo zadanu količinu (*k* u geometrijskoj seriji), bilo slučajnu količinu (model "slomljenog štapa") raspoloživih resursa, a abundancije vrsta su proporcionalne količini resursa koju je svaka vrsta zauzela
- Budući da su abundancije vrsta odraz ravnoteže velikog broja faktora i procesa, zbog čega varijacije svakog od tih faktora pojedinačno imaju mali utjecaj na abundanciju, gore navedeni modeli mogu predstaviti samo vrlo jednostavne zajednice
- Prema zakonima statistike suma velikog broja nezavisnih faktora od kojih svaki ima mali utjecaj na određenu varijablu ima tendenciju poprimanja normalne raspodjele. Ukoliko je abundancija svake od vrsta rezultat sume utjecaja niza slučajnih, nezavisnih različitih faktora, tada bi se moglo očekivati da će abundancije vrsta u zajednici također imati normalnu raspodjelu
- Kada se na os x u rastućem redosljedu nanese broj jedinki po vrsti (ili abundancijski intervali) i pri tome se upotrijebi logaritamska skala, a na os y se nanese broj vrsta unutar svakog abundancijskog intervala, dobije se karakteristična zvonolika normalna krivulja, i ta se raspodjela onda naziva **log-normalna raspodjela**

- Log-normalna distribucija sugerira da najveći broj vrsta u zajednici ima srednju abundanciju, dok je mali broj vrsta koje su ekstremno abundantne ili ekstremno rijetke
- Preston je abundancije vrsta podijelio u sljedeće kategorije: 1-2 jedinke, 2-4 jedinke, 4-8 jedinki itd. i te je kategorije nazvao "oktave" (svaka oktava predstavlja dvostruku abundanciju u odnosu na prethodnu). Taj je postupak rezultirao logaritamskom skalom.
- Neke su vrste toliko rijetke da u uzorku neće biti prisutne s jednom ili više jedinki. Takve vrste padaju u hipotetski dio normalne krivulje koji se nalazi iza "linije prekrivenosti" ("veil line") i njihovo se pojavljivanje u uzorku može postići jedino povećanjem uzorka

Upotrebljivost Prestonove log-normalne krivulje je u tome što ona uzima u obzir veličinu uzorka. Moguće je predvidjeti ukupan broj vrsta u zajednici (N), uključujući i one koje nisu predstavljene u uzorku, ukoliko je poznat broj vrsta u modalnoj abundancijskoj kategoriji (n_0) i disperzija (širina) log-normalne krivulje (s):

$$N = n_0 \sqrt{2\pi s^2} = 2.5\, s n_0$$

Disperzija (s) log-normalne krivulje je kod velikih uzoraka vrlo slična za različite skupine organizama. Preston (1948) je našao da ta vrijednost za ptice iznosi 2.3, te 3.1- 4.7 za moljce, dok je May (1975) našao da ta vrijednost za dijatomeje iznosi 2.8 – 4.7. MacArthur (1969) je sugerirao da ta vrijednost varira u ovisnosti o okolišu te je našao vrijednost od 0.98 za ptice tropskih područja, 1.36 za ptice umjerenih područja, te 1.97 za otočne ptice.

Metoda razrjeđenja: Kako usporediti bogatstvo vrsta dviju zajednica?

- Prestonova log-normalna distribucija abundancija je pokazala da je ukupni broj vrsta u zajednici ovisan o veličini uzorka. Naime, što se veći broj jedinki uzorkuje sve je veća vjerojatnost da će se u uzorku pojaviti i neke rijetke vrste
- Kako onda usporediti bogatstvo vrsta u zajednicama koje su uzorkovane različitim intezitetom?
- Jedan od načina rješavanja ovog problema je primjena **metode razrjeđenja** (engl. **Rarefaction**) (Sanders, 1968; Simberloff, 1976)
  - Metoda se sastoji u tome da se iz postojećeg uzorka zajednice uzimaju poduzorci različite veličine. Ucrtavanjem na grafu broja vrsta kao funkcije broja uzorkovanih jedinki dobiva se krivulja razrjeđenja. Usporedbom dobivenih krivulja razrjeđenja može se usporediti koja je od zajednica bogatija vrstama (a razlog većeg bogatstva vrsta nije veći uzorak)

Indeksi raznolikosti

- Iako bogatstvo vrsta predstavlja važan parametar prilikom uspoređivanja zajednica, ono nam ništa ne govori o tome u kojoj su mjeri vrste bogate ili siromašne jedinkama (gubi se informacija da su neke vrste rijetke, a druge česte)
- Zajednice se međusobno razlikuju u broju vrsta koje sadrže (**bogatstvo vrsta**), ali i u relativnim abundancijama tih vrsta (**ujednačenost vrsta**). Ova dva parametra zajedno čine **raznolikost vrsta** koja je važan element strukture zajednica
- Matematički izrazi raznolikosti vrsta, izrazi koji uzimaju u obzir oboje, broj vrsta i način na koji su jedinke u zajednici raspoređene između vrsta, nazivaju se **indeksi raznolikosti** (engl. **diversity index**)

Ujednačenost abundancija i raznolikost

- Utjecaj bogatstva vrsta na raznolikost zajednice je vrlo jasna. Zajednica koja sadrži 2 vrste je očigledno manje raznolika od zajednice koja sadrži 80 vrsta. Utjecaj ujednačenosti abundancija na raznolikost nije na prvi pogled tako očigledan
- Raznolikost zajednice je obrnuto proporcionalna s vjerojatnošću da dvije nasumce uzorkovane jedinke pripadaju istoj vrsti

Simpsonov indeks raznolikosti (Simpson, 1949)

$$D = 1/ \Sigma p_i^2$$

D – Simpsonov indeks raznolikosti
$\mathbf{p_i}$ – proporcija (udio) jedinki jedne vrste u ukupnom broju jedinki (i ide od 1 do S, gdje je S broj vrsta u uzorku)

Simpsonov indeks raznolikosti može varirati od 1 do S, ovisno o ujednačenosti abundancija vrsta
Primjer: Uzorak sadrži 5 vrsta koje su sve jednako abundantne
p_i za sve vrste iznosi 0.20
p_i^2 je za sve vrste 0.04
$\Sigma p_i^2 = 0.04 + 0.04 + 0.04 + 0.04 + 0.04 = 0.2$
$D = 1/ \Sigma p_i^2 = 1/0.2 = 5$

Shannon-Weaverov indeks raznolikosti (Shannon i Weaver, 1949)

$$H = - \Sigma p_i \ln(p_i)$$

H – Shannon-Weaverov indeks raznolikosti

p_i – proporcija (udio) jedinki jedne vrste u ukupnom broju jedinki (i ide od 1 do S, gdje je S broj vrsta u uzorku)

- Budući da je H otprilike proporcionalan logaritmu broja vrsta, ponekad je Shannon-Weaverov indeks raznolikosti praktičnije izraziti kao e^H jer je u tom obliku proporcionalan broju vrsta, pa ga je moguće usporediti sa Simpsonovim indeksom raznolikosti

- Kao i u slučaju Simpsonovog indeksa raznolikosti i ovaj indeks raznolikosti daje veću važnost abudantnijim vrstama, budući da je uloga pojedine vrste u zajednici u određenoj mjeri proporcionalna njihovim abundancijama. Dakle, rjeđe vrste manje doprinose vrijednosti indeksa raznolikosti od čestih vrsta.

Indeks ujednačenosti (engl. evenness index)
Indeks ujednačenosti (E) se može kvantitativno izraziti na način da se indeks raznolikosti izrazi kao proporcija od maksimalno moguće vrijednosti, koja je jednaka broju vrsta u zajednici (S)

Simpsonov indeks ujednačenosti:

$$D = 1/ \Sigma p_i^2$$
$$E = D/D_{max}$$
$$E = (1/ \Sigma p_i^2)/S$$

Shannon-Weaverov indeks ujednačenosti:

$$H = - \Sigma p_i \ln p_i$$
$$E = H/H_{max}$$
$$E = (- \Sigma p_i \ln p_i)/\ln S$$

Rang-abundancija krivulja

- Pokušaj da se složena struktura zajednice opiše jednom značajkom kao što je bogatstvo vrsta, raznolikost ili ujednačenost, se može kritizirati zbog toga što se na taj način gubi jako puno vrijednih informacija
- Potpunija slika distribucije abundancija vrsta u zajednici bi se mogla dobiti tako što bi se proporcije broja jedinki pojedinih vrsta u ukupnom broju jedinki u zajednici prikazale na grafu na način da bi se rangirale od najabundantnije vrste i tako redom sve do najmanje brojne vrste u zajednici (proporcije se prikazuju na logaritamskoj skali i taj se parametar obično naziva **relativna važnost**; engl. r**elative importance**)
- Takav se grafički prikaz naziva **rang-abundancija dijagram**, a dobivena krivulja **rang-abundancija krivulja**

Broj vrsta raste s veličinom istraživanog područja

- Raspored vrsta u zajednici je većinom heterogen. S povećanjem istraživanog područja najprije se javljaju česte vrste (vrste s velikom brojnošću), a potom vrste čija je brojnost sve manja i manja. Dakle, za svaku vrstu postoji minimalna veličina područja koje se mora istražiti da bi se ta vrsta registrirala.
- Botaničar Olaf Arrhenius (1921) je bio prvi koji je pokušao matematički izraziti odnos između veličine područja i broja vrsta

$$S = c A^z$$

S – broj vrsta; A – površina područja

- Kada se odnos između broja vrsta i površine logaritamski transformira dobije se pravac čiji je nagib jednak *z*

$$\mathbf{logS = log\ c + z\ logA}$$

- Analiza velikog broja ovih odnosa pokazala je da većina vrijednosti *z* pada unutar raspona od 0.20 do 0.35

Koji su mehanizmi odgovorni za uočene odnose između broja vrsta i površine

- **Hipoteza poremećaja**
  - Populacije koje žive na malim otocima ili izoliranim dijelovima kopna su znatno osjetljivije na poremećaje
- **Hipoteza raznolikosti staništa**
  - Veća područja sadrže veći broj raznolikijih staništa koja mogu podržati veći broj vrsta
- **Hipoteza pasivnog uzorkovanja**
  - Veća područja mogu sadržavati veći broj vrsta jednostavno zbog toga što predstavljaju veće "mete" za imigrante i kolonizatore

Hranidbene mreže

- Pored kvalitativnog i kvantitativnog opisa zajednice, njenu važnu strukturnu značajku čine interakcije između populacija među kojima su osobito važne hranidbene interakcije. Sumarni prikaz hranidbenih interakcija u zajednici naziva se **hranidbena mreža**

Hranidbene mreže opisuju fukcionalne odnose između vrsta u zajednicama

- **Hranidbena mreža** predstavlja prikaz različitih puteva kojima energija prolazi kroz populacije u zajednicama; jednostavnije kazano, hranidbena mreža pokazuje tko koga u zajednici jede
- Hranidbene mreže se sastoje od **hranidbenih lanaca** koji predstavljaju puteve protoka energije od primarnih producenata, preko serije konzumenata, pa sve do vršnog (top) predatora
- Hranidbena mreža uključuje tri kategorije vrsta (populacija): **bazalne vrste** (nisu nikome predator, ali su plijen drugim vrstama; dakle to su biljke); **intermedijarne vrste** (istovremeno su i plijen i predator); te **vršni ili top predatori** (nikome nisu plijen, oni su zadnja karika hranidbenog lanca). Važna strukturna značajka hranidbene mreže mogu biti omjeri između ovih kategorija vrsta
- Analiza hranidbenih mreža je neobično važna za razumijevanje dinamike zajednica

Terminologija hranidbenih mreža

Hranidbena mreža se sastoji od određenog broja **skupina organizama** (**noda**) koje mogu biti pojedinačne vrste ili skupine vrsta koje su trofički slične (dijele sličan plijen i slične predatore), pa se u tom slučaju nazivaju **trofičke vrste**. Među njima se razlikuju **bazalne** vrste, **intermedijarne** vrste i **vršni** ili **top predatori**

Tipovi hranidbenih mreža

- Mreže povezanosti ili **topološke hranidbene mreže** – to su mreže koje prikazuju hranidbene veze između vrsta. Ove mreže ukazuju samo na postojanje ili nepostojanje hranidbenih interakcija, a ne govore ništa o snazi tih interakcija, niti o njihovoj dinamici (promjene tijekom rasta organizama ili u ovisnosti o dobnoj strukturi). To je razlog što se ove mreže još nazivaju i **statične hranidbene mreže**

- Mreže protoka energije ili **bioenergetske mreže** – ove mreže predstavljaju pogled na hranidbene mreže s aspekta ekosistema, gdje se veza između populacija kvantitizira pomoću protoka energije između resursa i konzumenta. Ovim smo se tipom hranidbenih mreža bavili u ekologiji ekosistema, pa se ovdje s njima nećemo dalje baviti

- Funkcionalne hranidbene mreže ili **interakcijske hranidbene mreže** – To su hranidbene mreže u kojima su unutar topološke hranidbene mreže identificirani oni hranidbeni odnosi koji su najvažniji za strukturu zajednice. Pri tome važnost pojedine hranidbene interakcije ne mora nužno biti u korelaciji s količinom energije koja tom vezom protiče.

Hranidbene mreže mogu uključivati i neke vrlo specifične interspecijske i intraspecijske interakcije
- Ciklus je situacija kada postoji recipročna (uzajamna) predacija između dvije vrste (npr. vrsta A jede vrstu B i vrsta B jede vrstu A)
- Kanibalizam je ciklus u kojem se neka vrsta hrani samom sobom (jedinke jedne vrste se jedu međusobno)
- Omnivornost je pojava kada se jedna vrsta hrani s vrstama koje zauzimaju više od jedne trofičke razine

Analize hranidbenih mreža odvijale su se kroz dvije faze
- **Deskriptivna faza**
  - Ova faza istraživanja hranidbenih mreža započinje početkom 20. st. i temelji se na prikazivanju dijagrama hranidbenih mreža, gdje se strelicama povezuju vrste u zajednici između kojih postoje hranidbene interakcije (predator – plijen odnosi)
- **Analitička faza**
  - Sredinom 1950-tih deskriptivna faza prelazi u analitičku fazu koja pokušava dovesti u vezu raznolikost zajednica i složenost hranidbenih mreža sa stabilnošću zajednica. Pri tome se mogu razlikovati dva pristupa:
  - 1. Veza između stabilnosti zajednica i strukture hranidbenih mreža koja se istražuje usporedbom prirodnih zajednica, te eksperimentima i matematičkim modelima
  - 2. Određivanje ne samo obrazaca interakcija između populacija u zajednici, već i određivanje relativne snage tih interakcija, kao i važnosti indirektnih interakcija koje nisu vidljive iz jednostavnih dijagrama hranidbenih mreža

I. Deskriptivna faza
Hranidbena mreža je sumarni prikaz hranidbenih interakcija u zajednici i kao takva je jedan od temeljnih opisa strukture zajednice.

II. Analitička faza
Proučava kako struktura hranidbene mreže i priroda hranidbenih interakcija utječu na dinamiku, stabilnost i trajnost zajednica

Važnost indirektinih interakcija u hranidbenim mrežama
Utjecaj koji predator vrši na svoj plijen je **direktan**. Međutim, predator koji npr. jede herbivora utječe i na biljke kojima se taj herbivor hrani; utječe na druge predatore i parazite koji se hrane tim herbivorom; utječe na kompetitore herbivora; te na još mnoge druge vrste koje su međusobno kroz hranidbene interakcije povezane sa svim ovim vrstama. Te utjecaje nazivamo **indirektnim**.

Direktne i indirektne interakcije
Direktne interakcije su one koje uključuju direktni fizički kontakt (npr. predacija, neki oblici kompeticije)
Indirektne interakcije uključuju intermedijarne vrste koje mogu biti dio interakcijskog lanca, ili mogu modificirati direktne interakcije

Neočekivani utjecaji
Kada se iz zajednice ukloni predator ili kompetitor, očekujemo da će porasti abundancija plijena odnosno drugog kompetitora. Međutim, ponekad se dogodi neočekivani efekt, te se populacija plijena odnosno drugog kompetitora smanji. Ovakav rezultat sugerira da su indirektne interakcije u hranidbenoj mreži važnije od direktnih

Temeljne ili ključne vrste
- Neke vrste u zajednici vrše izuzetno jak utjecaj na strukturu hranidbene mreže. Uklanjanje tih vrsta dovodi do velikih promjenama u strukturi hranidbene mreže, koje mogu rezultirati velikim promjenama gustoće nekih vrsta ili čak njihovim nestankom. Takve su vrste **jaki interaktori** i često se nazivaju **temeljnim** ili **ključnim vrstama** (engl. **keystone species**). Iako se ovaj pojam izvorno odnosio na predatore (**ključni predatori**), danas je prihvaćeno da se ključne vrste mogu nalaziti na bilo kojoj trofičkoj razini (ključne vrste mogu biti biljke i herbivori, a ne samo predatori)

- Ključne vrste su one vrste koje usprkos maloj biomasi pokazuju snažan utjecaj na strukturu zajednice u kojoj žive. Njihov značaj postaje očigledan kada se te vrste uklone iz zajednice.
- Ključne vrste su one vrste čiji je utjecaj na strukturu zajednice neproporcionalno veći u odnosu na njihovu biomasu

Top-down i bottom-up kontrola

- Kada su vrste istovremeno i konzumenti i resursi, tada se možemo upitati jesu li one prvenstveno limitirane onim što jedu ili onim što ih jede
- Ovo pitanje u sebi sadrži definiciju dvaju temeljnih tipova kontrole populacija, a to su kontrola resursima i kontrola predatorima. Regulacija populacije resursima obično se naziva **bottom-up** kontrola (**kontrola odozdo**) ili **kontrola producentima**; dok se regulacija populacije putem predatorske konzumacije naziva **top-down** kontrola (**kontrola odozgo**) ili **kontrola konzumentima**
- Gledano iz kuta ekologije životnih zajednica top-down kontrola se odnosi na situaciju kada struktura (a to znači abundancija/biomasa i raznolikost) nižih trofičkih razina ovisi o utjecaju konzumenata s viših trofičkih razina. Bottom-up kontrola se odnosi na situaciju kada struktura zajednice ovisi o faktorima kao što su koncentracija hranjiva i raspoloživost plijena, koji na danu trofičku razinu utječu odozdo
- Jasno je da u prirodi oba mehanizma kontrole djeluju istovremeno, ali se postavlja pitanje da li jedan ili drugi tip kontrole dominiraju na određenom mjestu, u određenom vremenu ili u određenom tipu zajednice

"Trofičke kaskade"

- **"Trofičke kaskade"** ili **"efekt kaskada"** je fenomen kada se utjecaj vršnog predatora kaskadno prenosi s jedne trofičke razine na drugu (hranidbeni lanac s izraženom **top-down kontrolom**)
- Efekt kaskada je osobito izražen u zajednicama s niskom raznolikošću u kojima je utjecaj jedne trofičke razine na razinu ispod nje vrlo jak
- To ne znači da je top-down kontrola odsutna u raznolikijim zajednicama, ali su u takvim zajednicama putevi konzumacije znatno raznolikiji, pa je time njihov efekt znatno ublažen (u takvim bi zajednicama umjesto "trofičkih kaskada" bolje pristajao termin **"trofičko kapanje"**

Stabilnost zajednice

Najjednostavnija definicija stabilnosti bila bi da je to odsutnost promjena. Preneseno na zajednice, stabilnost bi bila opiranje promjenama unatoč poremećajima koji imaju tendenciju izazivanja promjena. Stabilnost zajednica ima nekoliko aspekata:

Vrste stabilnosti:

1. Otpornost (engl. Resistance) – sposobnost zajednice da se odupre izbacivanju iz postojećeg stanja

2. Elastičnost (engl. Resilience) – brzina kojom se zajednica vraća u prvobitno stanje nakon što je iz njega izbačena

1. Krhkost (engl. Fragility) – zajednica je stabilna jedino unutar uskog raspona uvjeta u okolišu, ili za vrlo ograničeni raspon karakteristika vrsta

2. Izdržljivost (engl. Robustness) – zajednica je stabilna unutar vrlo širokog raspona uvjeta u okolišu i karakteristika vrsta

1. Lokalna stabilnost – predstavlja tendenciju zajednice za vraćanjem u prvibitno stanje nakon što je bila izložena malom poremećaju

2. Globalna stabilnost – predstavlja istu tendenciju ali nakon što je zajednica bila izložena velikom poremećaju

Terminologija hranidbenih mreža

S - *Broj noda (vrsta ili trofičkih vrsta)*

L *- Broj veza u hranidbenoj mreži*

Maksimalno mogući broj veza *(S(S – 1)/2)*

L/S *- Gustoća veza (engl. Linkage density); Prosječan broj veza po nodu (vrsti ili trofičkoj vrsti)*

C - *Povezanost (engl. Connectance)**;** Ukupni broj veza u mreži podjeljen s maksimalno mogućim brojem veza; C = L / [S(S-1)/2]*

Dužina lanca *- Broj veza od top predatora do bazalne vrste*

Odjeljenost (engl. Compartmentation) *- podjeljenost mreže u odjeljke (skupine vrsta) gdje su interakcije između vrsta unutar odjeljaka jače od interakcija između odjeljaka*

Snaga hranidbenih interakcija

Paine (1992) sugerira potrebu mjerenja snage hranidbenih interakcija. Paine snagu interakcija izražava kao indeks (I) i matematički ga izražava kao:

$$I = (D_p - D_0)/D_P P$$

D_p – gustoća plijena kod poznate gustoće predatora
P – poznata gustoća predatora
D_0 – gustoća plijena kada je predator uklonjen

Analizirajući veliki broj hranidbenih mreža, Paine je pokazao da su mnoge interakcije između predatora i plijena slabe, ili čak pozitivne

Kako povećanje složenosti hranidbenih mreža utječe na njihovu strukturu

Složenost hranidbene mreže se povećava s raznolikošću (brojem vrsta), povezanošću (brojem veza), te prosječnom snagom interakcija. Pimm (1991) je naveo neka svojstva hranidbenih mreža koja proizlaze iz velikog broja studija:

1. ***Broj trofičkih razina*** *u hranidbenim mrežama je relativno mali, što se objašnjava energetskim razlozima, ili argumentom da se jednostavnije hranidbene mreže lakše oporavljaju od poremećaja)*
2. *Kako **broj vrsta** u hranidbenoj mreži raste, gustoća veza ostaje konstantna (dakle povezanost se smanjuje) (**hipoteza konstantnosti gustoće veza**; Pimm, 991). Martinez (1991) je kritizirao ovu hipotezu zbog nerealne pretpostavke da će se predator hraniti s istim brojem vrsta plijena bez obzira koliko tih vrsta ima. Prema njemu, realnije je da se predator hrani s više različitih vrsta plijena u raznolikijim zajednicama. Prema tome, s porastom broja vrsta, povezanost ostaje konstantna (**hipoteza konstantne povezanosti**)*
3. ***Proporcija*** *između bazalnih, intermedijarnih i vršnih vrsta je relativno konstantna u hranidbenim mrežama. Hall i Raffaelli (1993) su našli da omjer između ovih skupina vrsta kreće oko **0.19 : 0.52 : 0.29.** Isto je tako i omjer između predatorskih vrsta i vrsta plijena relativno konstantan. Mithen i Lawton (1986) su našli da je taj omjer za različite zajednice slatkovodnih beskralježnjaka iznosio **0.36** predatorskih vrsta na jednu vrstu plijena*
4. ***Omnivornost*** *– Ranije se smatralo da je omnivornost relativno rijetka . Međutim detaljnije studije su pokazale da to nije točno. Polis (1991) je našao da je oko 78% vrsta u složenim pustinjskim hranidbenim mrežama omnivorno. Slično je našao Martinez (1991) za brojne akvatične hranidbene mreže. Mnogi su organizmi omnivorni zato što tijekom svog životnog razvoja mijenjaju prehranu **(prehrambena petlja)***
5. ***Odjeljenost*** *– Pimm i Lawton (1980) smatraju da je odjeljenost hranidbenih mreža relativno rijetka pojava. U ekstremnom slučaju se svaki odjeljak može promatrati kao posebna zajednica. Podjela u odjeljke je očekivana u staništima gdje postoji jasna podjela staništa, međutim kada je podjela staništa finija postoji malo dokaza o postojanju odjeljaka.*

Utjecaj složenosti hranidbene mreže na stabilnost

Porast složenosti hranidnene mreže znači:

- više vrsta (veća raznolikost)
- više interakcija između vrsta
- veća prosječna snaga interakcija

Je li pojedini poredak hranidbenih interakcija među vrstama bitno stabilniji od nekog drugog poretka između istog broja vrsta?
Pimm (1980) se složio s konstatacijom da su karakteristike hranidbene mreže povezane s njenom dinamikom i stabilnošću. Ipak, u prirodi se mogu naći različito dizajnirane hranidbene mreže. Da li te razlike u strukturi znače da pravila vezana za stabilnost hranidbenih mreža variraju u ovisnosti o ekološkim prilikama ili o karakteristikama vrsta

Povijesni pregled ideja vezanih za odnos između složenosti i stabilnosti zajednica može se podijeliti u tri faze:

1. "Opće uvjerenje"

Elton (1958) iznosi niz argumenata za tvrdnju da složenost povećava stabilnost zajednice:

- Modeli interakcija između dvije ili malog broja vrsta su nestabilni
- Jednostavne laboratorijske zajednice s malim brojem vrsta je teško održavati
- Otoci koji imaju manje vrsta su ranjiviji od invazija u odnosu na kopno
- Monokulture žitarica su osjetljive na invazije štetočina (ili općenito: jednostavnije su zajednice jače izložene poremećajima)

McArthur (1955) je ponudio još jedan argument:

- Što je više mogućih puteva protoka energije kroz zajednicu to je manja vjerojatnost da će se gustoće vrsta koje čine zajednicu mijenjati kao odgovor na ekstremne promjene gustoće jedne od vrsta

2. Složenost i stabilnost u modelima zajednica

Brojni su pokušaji matematičkog opisivanja odnosa između složenosti i stabilnosti i svi su rezultirali sličnim zaključcima. Dobru ilustraciju tih matematičkih rješenja predstavlja model koji je dao May (1972):

HRANIDBENA MREŽA ĆE BITI STABILNA UKOLIKO VRIJEDI:

$$\beta\,(SC)^{1/2} < 1$$

β - prosječna snaga interakcija (prosječna vrijednost za sve β različite od nule, bez obzira na predznak (+ za predatora; - za plijen i kompetitore). Ova mjera snage interakcija uključuje samo direktne interakcije, te se značajno razlikuje od one koju je dao Paine (1992) budući da ona uključuje i direktne i indirektne interakcije

S - broj vrsta

C – povezanost (proporcija od svih mogućih parova vrsta koje su u direktnoj interakciji; kod kojih je β različit od nule)

Ovaj model predviđa da će stabilnost zajednice biti veća što je broj vrsta manji, manja povezanost i manja prosječna snaga interakcija (dakle, što je manja složenost). Prema tome, modeli zajednica predviđaju da povećanje složenosti vodi k nestabilnosti hranidbenih mreža, što je suprotno "općem uvjerenju". Dakle, **modeli zajednica su pokazali da između stabilnosti i složenosti ne mora nužno postojati veza**

Mogući razlozi za rezultate modela koji su u suprotnosti s "općim uvjerenjem"

- Hranidbene mreže koje su u modelima konstruirane po principu slučajnosti često sadrže biološki nerealne elemente. Neki su pokušaji pokazali da su hranidbene mreže koje su pažljivije sastavljene i gdje su snage interakcija bile vjerojatne, bile stabilnije
- Rezultati modela se mijenjaju ukoliko se pretpostavi da su populacije konzumenata pod utjecajem dotoka resursa, ali ne vrijedi obrnuto ("sustavi kontrolirani donorima" u kojima dominira bottom-up kontrola). U takvim slučajevima stabilnost nije bila pod utjecajem složenosti, ili se čak povećavala sa složenošću (DeAngelis, 1975). Grupe organizama koje pripadaju "sustavima kontroliranim donorima" su npr. detrivori, te konzumenti nektara i sjemenaka

- Kada poremećaj dolazi odozgo, rezultati se slažu s modelima, ali kada poremećaj dolazi odozdo (npr. eliminacija bazalnih vrsta) tada se rezultati poklapaju s "općim uvjerenjem" (stabilnost raste sa složenošću)
- King i Pimm (1983) su pokazali da porast složenosti u modelima hranidbenih mreža može smanjiti stabilnost pojedinih populacija, ali može povećati stabilnost cijele zajednice. Dakle, važno je na kojoj se razini stabilnost promatra (stabilnost na različitim razinama ne mora biti korelirana)

3. Raznolikost i stabilnost u praksi

Istraživanje odnosa između složenosti i stabilnosti u prirodnim zajednicama nisu dala konzistentne rezultate

- Prema modelima stabilnost zajednica se može održati na dva načina:
  - **Hipoteza konstantne gustoće veza** (L/S) - ukoliko je snaga interakcija konstantna, povećanje broja vrsta u zajednici (S) mora biti povezano s smanjenjem povezanosti (C)
  - **Hipoteza konstantne povezanosti** – ukoliko se s povećanjem broja vrsta u zajednici povezanost ne mijenja, onda se stabilnost može održati jedino ukoliko dođe do smanjenja prosječne snage interakcija (β)
  - Analize prirodnih zajednica nisu dale dokaze niti za jednu od hipoteza
  - Eksperimentalne zajednice su također dale konfliktne rezultate u pogledu odnosa između složenosti i stabilnosti

Predvidljivost okoliša i stabilnost

- Predvidljivost i varijabilnost okoliša mogu imati veliku važnost za stabilnost zajednica
- Svojstva vrsta koja čine zajednicu mogu bitno utjecati na svojstva samih zajednica
  - U stabilnim okolišima populacije će biti snažno izložene **K-selekciji**, dok će u varijabilnim okolišima biti više izložene **r-selekciji**
  - K-selekcionirane populacije će biti otporne na poremećaje, ali jednom poremećene imaju mali kapacitet za oporavljanjem (mala elastičnost). S druge strane, r-selekcionirane populacije imaju malu otpornost, ali veliku elastičnost
  - Ova se svojstva populacija odražavaju i na same zajednice, pa je krhkost (mala elastičnost) svojstvena zajednicama u stabilnim okolišima, a robusnost (izdržljivost) zajednicama u varijabilnim okolišima
  - Rezultat toga je da jednostavnije hranidbene mreže nalazimo u varijabilnijim i nepredvidljivijim okolišima (njihova im jednostavna struktura daje veću otpornost na poremećaje), dok složenije hranidbene mreže nalazimo u stabilnijim i predvidljivijim okolišima

Nedemografska stabilnost

- Stabilnost zajednica se može promatrati i iz nedemografske perspektive (npr. stabilnost produktivnosti ili biomase)
- Brojne su studije pokazale da složenost povećava stabilnost zajednica ukoliko se upotrijebi neki nedemografski kriterij

  PRIMJER: Travnjaci u Minesoti (USA) koji su pokazivali veću stabilnost biomase prema poremećajima (suše). Zajednice trava siromašnije vrstama bile su daleko ranjivije na sušu (**manja otpornost**) i trebalo im je duže vremena da se oporave i vrate na biomasu prije suše (**manja elastičnost**)

Promjene perspektiva vezanih za debatu složenost-stabilnost

- *Populacije u prirodi su varijabilne (fluktuiraju pod utjecajem abiotičkih i biotičkih procesa), pa je moguće da je trajnost i "žilavost" složenih zajednica uvjetovana ovim populacijskim protocima. Zajednice sadrže vrste koje će biti u prilici davati različite odgovore na utjecaje (poremećaje) okoliša što će povećati stabilnost zajednica*
- *Ovaj pogled na stabilnost zajednica promovira važnost njihove raznolikosti (bogatstva vrsta)*

Važnost raznolikosti zajednica za njihovu stabilnost

- *David Tilman je 1982 započeo s dugogodišnjom studijom u kojoj je proučavao odnos između raznolikosti i stabilnosti u biljnim zajednicama. Rezultati studije su pokazali da raznolikost ima tendenciju da bude pozitivno korelirana sa stabilnošću zajednice (ta se korelacija ne mora obavezno odnositi i na populacijsku razinu stabilnosti)*
- *Tilman je za dobivene rezultate ponudio dva objašnjenja koja je zajednički nazvao **"hipoteza osiguranja"***

1. "Hipoteza osiguranja"

- *Sposobnost zajednice (ekosistema) da ublaži poremećaje, gubitak vrsta i posljedice invazije vrsta ovisi o obilju (zalihama) vrsta koje imaju važnu stabilizacijsku ulogu; te o sposobnosti vrsta u zajednici da različito odgovore na poremećaje*
  - *Porast raznolikosti povećava izglede da će barem neke od vrsta dati različite odgovore na varijabilne uvjete i poremećaje u okolišu*
  - *Porast raznolikosti povećava izglede da ekosistem ima funkcionalne zalihe ("funkcionalno preobilje") tako što sadrži vrste koje su sposobne funkcionalno zamijeniti važne vrste*

- *Što zajednica sadrži veću varijabilnost u pogledu različitosti odgovora koje pojedine vrste daju na promjene uvjeta i poremećaje u okolišu, to će biti potrebno manje bogatstvo vrsta za osiguranje stabilnosti ekosistema*

"Efekt negativne kovarijance"

- Zašto različitost odgovora vrsta u zajednici na promjene i poremećaje u okolišu doprinosi stabilnosti zajednica?

- Ukoliko abundancije vrsta u zajednici različito variraju na promjene u okolišu; brojnost nekih vrsta se poveća dok se drugih smanji (dakle, negativno kovariraju), ukupne će varijacije čitave zajednice biti manje nego da su sve vrste odgovarale na isti način, pa će zajednica u cjelini pokazivati veću stabilnost (uočimo da stabilnost pojedinih vrsta u zajednici u isto vrijeme može biti vrlo mala). Dakle, različiti se odgovori populacija tijekom vremena sumiraju dajući zajednici stabilniju dinamiku

***"Kontrola putem donora"** (situacija u zajednici kada plijen kontrolira gustoću predatora, ali ne vrijedi obrnuto) također generira različite odgovore vrsta i doprinosi stabilnosti*

2. "Efekt slabih interakcija"

*Brojna su istraživanja tijekom 1990-ih pokazala da povećana raznolikost može povećati stabilnost hranidbene mreže pod uvjetom da distribucija snaga konzument-resurs interakcija bude asimetrična u korist interakcija male snage. Ta se ideja naziva **"efekt slabih interakcija"***

- *Slabe interakcije generiraju negativne kovarijance koje osiguravaju da konzumenti imaju mali utjecaj na resurse kada je njihova gustoća mala, čime se pospješuje stabilnost na razini zajednice. Slabi interaktori prigušuju destabilizacijski potencijal jakih konzument-resurs interakcija*
- *Velike složene zajednice dostižu niže prosječne snage interakcija i takve su zajednice otpornije na poremećaje i invazije vrsta (Kokkoris et al., 1999)*
- *Recentni su eksperimenti potvrdili učestalost slabih interakcija u zajednicama, ali su pokazali da je slaba prosječna snaga interakcija imala tendenciju da bude u korelaciji s visokom varijabilnošću snage interakcija, što bi moglo imati veliku važnost u održavanju biološke raznolikosti*

Zaključci o debati složenost-stabilnost

1. Ne postoji konzistentan zaključak vezan za odnos složenosti i stabilnosti
2. Čini se da taj odnos ovisi o prirodi zajednice, o načinu na koji je zajednica poremećena, te o načinu na koji se stabilnost procjenjuje
3. Čini se da su složene zajednice iz konstantnih i predvidljivih okoliša daleko osjetljivije na poremećaje u odnosu na daleko robusnije jednostavne zajednice koje su karakteristične za varijabilnija i nepredvidljivija staništa

4. Čini se da raznolikost doprinosi stabilnosti, što ne znači da je raznolikost direktno odgovorna za stabilnost. Naime, stabilnost na razini zajednica uvjetovana je većom različitošću odgovora vrsta na promjene uvjeta i poremećaje u okolišu, kao i postojanjem funkcionalnih zaliha (preobilja) vrsta
5. Slabe interakcije su neobično važne za stabilnost zajednica budući da ublažavaju jake, potencijalno destabilizirajuće interakcije između konzumenata i resursa

Iz navedenih zaključaka proizlaze vrlo jasne poruke za konzervatore

- Smanjenje raznolikosti imalo bi za posljedicu povećanje prosječne snage interakcija i time povećanje vjerojatnosti da ekosistem bude podvrgnut destabilizirajućoj dinamici i eventualnom kolapsu
- Ukoliko želimo sačuvati ekosisteme i njihove komponente, najbolje je ne ugroziti niti jednu vrstu
- Uklanjanje vrsta (nestanak) ili njihovo dodavanje (invazija, unošenje) mogu, i na kraju hoće, prouzročiti velike promjene u strukturi i dinamici zajednica

PROSTORNA STRUKTURA ZAJEDNICA

Krajobraz je mozaik različitih ekosistema i zajednica

- Raspored zajednica u prostoru rezultat je utjecaja fizičkih faktora okoliša, kao i interakcija između pojedinih vrsta
- O tim faktorima ovisi kompaktnost/rascjepkanost zajednica, kao i oblik prostora kojeg te zajednice zauzimaju

Stratifikacija kao oblik prostorne strukture zajednice

- **Stratifikacija (raslojavanje)** predstavlja vertikalne promjene u strukturi zajednice, tj. njenu podjeljenost na više **slojeva (strata)** ili **katova**
- Ova je pojava vrlo raširena u biljnim zajednicama, pogotovo šumskim gdje se mogu razlikovati najmanje 4 glavna sloja (sloj drveća, grmlja, prizemnog raslinja i mahovine). U tropskim kišnim šumama se može razlikovati i 7-8 vertikalnih slojeva vegetacije.
- Pojavu stratifikacije nalazimo i na manjoj prostornoj skali, kada različite vrste žive jedna na drugoj (razlikuju se **podsloj, međuslojevi, nadsloj**). Ovu pojavu nalazimo kod biljnih zajednica (**epifiti** – biljne vrste koje koriste druge biljne vrste kao podlogu na kojoj žive), ali i kod morskih bentoskih zajednica, gdje govorimo o epibiozama (**epibioza 1. stupnja** – vrste koje su direktno pričvršćene na podlogu; **epibioza 2. stupnja** – vrste koje su pričvršćene na prethodnim vrstama itd.)

Periodizam u životu zajednica

- Strukturalne i funkcionalne značajke zajednica, kao i njihov izgled mijenjaju se periodički
- Periodičke promjene u zajednicama manifestiraju se kroz:
  - Periodičko pojavljivanje i isčezavanje vrsta
  - Prostorne promjene u strukturi zajednice (migracije, kretanja)
  - Promjene u gustoći populacija
  - Promjene u životnoj aktivnosti i ponašanju

1. Sezonski priodizam

- **Fenologija** – sezonske promjene u abundanciji i aktivnosti organizama, ili pravilne izmjene određenih epizoda u životnom ciklusu organizama (npr. parenje kod životinja; klijanje i cvjetanje kod biljaka)
- Izgled pojedinih zajednica značajno se mijenja tijekom godine i ti se izgledi u različitim godišnjim dobima nazivaju **aspekti**. Aspekti su osobito izraženi kod biljnih zajednica (npr. listopadne šume)
- Pravilne smjene aspekata nazivaju se **fenološka sukcesija**

2. Dnevno-noćni periodizam

- Ritmičke promjene aktivnosti i ponašanja vrsta (vezano za prehranu, zaklon i razmnožavanje) događaju se i na dnevnoj skali, što se odražava na strukturne i funkcionalne značajke zajednice
  - Dnevno-noćni ritam primarne proizvodnje
  - Dnevni ritam u pogledu prehrane: dnevne, noćne i sumračne životinje ("vremenska izolacija" koja smanjuje kompeticiju)
  - Izmjenom dana i noći jedni hranidbeni lanci ustupaju mjesto drugima
  - Vertikalne migracije planktona

3. Lunarni periodizam

Periodizam u razmnožavanju povezan s mjesečevim mijenama

Razlozi za periodičnost

- Vrste prate varijacije u količini resursa koje su periodične
- Vremenska podjela resursa – vrste koriste iste ograničavajuće resurse u različito vrijeme
- Izbjegavanje perioda kada su predatori najbrojniji
- Fiziološka ograničenja – utjecaj faktora okoliša kao što su temperatura, količina oborina, fotoperiod itd.

3. RAZVITAK ZAJEDNICA - SUKCESIJE

- Trenutačan pogled na zajednice (pa čak i tijekom nekoliko dana ili tjedana) ostavlja dojam njihove stabilnosti (nepromjenjivosti)
- Ipak, ukoliko se pogleda pobliže zajednice se nalaze u stanju stalnog protoka; organizmi ugibaju a novi se "rađaju" i zauzimaju njihovo mjesto; energija i hranjiva prolaze kroz zajednice
- Ukoliko zajednica ne trpi poremećaje promjene u njenom izgledu i sastavu događaju se vrlo sporo. Hrast zamjenjuje hrast, zec zamjenjuje zeca i tako dalje u procesu stalnog **"samoovjekovječivanja"**
- Međutim, ukoliko je stanište poremećeno – šume posječene, travnjaci spaljeni požarom, koraljni grebeni srušeni u olujama – tada se zajednice počinju ponovo izgrađivati; počinje njihov **razvitak**
- Najprije se javljaju vrste koje su prilagođene poremećenim staništima, koje onda sukcesivno bivaju zamjenjivane drugim vrstama dok se na kraju ne uspostavi zajednica koja je po svom izgledu i strukturi slična zajednici koja je bila prisutna u tom staništu prije poremećaja. Taj se slijed izmjena vrsta u zajednici tijekom njenog razvitka naziva **sukcesija**

Sukcesije: definicije

- **Sukcesije** su postepene promjene u sastavu zajednica koje se događaju nakon poremećaja ili nakon kolonizacije novonastalog staništa
- **Sukcesije** su nesezonski, usmjeren i kontinuiran obrazac kolonizacija i nestanaka populacija na nekom području
- **Sukcesije** su izmjene populacija u staništu koje se odvijaju u pravilnom slijedu sve do postizanja stabilnog stanja

Sukcesije: terminologija

Pionirske zajednice – zajednice koje se sastoje od vrsta koje su prve kolonizirale poremećena ili novonastala staništa
Intermedijarne zajednice – zajednice koje dolaze nakon pionirskih i razvijaju se u pravcu klimaksa
Klimatogena ili klimaks zajednica – zadnji stadij u razvitku zajednice
Sukcesijska serija ili **sera** – slijed promjena od pionirske zajednice do klimaksa

Vrste sukcesija:

1. **Primarne sukcesije –** Podrazumijevaju ustanovljavanje i razvijanje zajednica na novo-formiranim staništima (npr. pješćane dine, povremene lokve nakon kiše, slonovski izmet, tokovi lave, klizišta, tlo ogoljelo djelovanjem erozije ili glečera itd.). Primarne sukcesije uključuju bitne modifikacije okoliša od strane ranih kolonista (pionirskih vrsta)

2. Sekundarne sukcesije – Podrazumijevaju povratak staništa na njegovu prirodnu zajednicu nakon što je pretrpio poremećaj. Za razliku od primarne sukcesije, ovdje se radilo o umjerenom poremećaju koji je najveći dio fizičke strukture ekosistema ostavio nepromijenjenim

1. Autogene (endodinamičke) sukcesije – Sukcesije koje su uzrokovane procesima u samoj zajednici

2. Alogene (egzodinamičke) sukcesije – Sukcesije koje su uzrokovane djelovanjem vanjskih sila

1. Progresivne sukcesije – Sukcesije koje idu od pionirskih zajednica prema klimaksu

2. Regresivne sukcesije – Sukcesije koje idu od viših k nižim sukcesijskim stadijima (degradacija zajednice)

Intezitet i razmjeri poremećaja utječu na karakter sukcesije

- **Sukcesije mogu biti potaknute fizičkim ili biološkim poremećajima u staništu:**
  - 1. Primjeri **fizičkih poremećaja** su otvaranje pukotina u šumskom svodu kao posljedica oluje, otvaranje novih površina na hridinastim obalama usljed djelovanja olujnih valova, ogoljavanje površina pod djelovanjem požara, erozije, glečera itd.
  - 2. Primjeri **bioloških poremećaja** uključuju ponašanje životinja kao što je kopanje, bušenje, pašnja, predacija i herbivornost. Ove aktivnosti mogu imati za posljedicu veće promjene u strukturi zajednica, koje se mogu okarakterizirati kao poremećaji, koje mogu potaknutu sukcesiju

- **Poremećena staništa mogu biti kolonizirana iz tri izvora:**
  - 1. "Kolonizacija *in situ*" – poremećaj nije uništio sjemenke, jajašca ili trajne stadije, pa su oni izvor kolonizacije
  - 2. Kolonizacija iz područja koje okružuje područje poremećaja
  - 3. Kolonizacija iz područja koje se nalazi na određenoj udaljenosti od područja poremećaja (pelagičke ličinke u vodenim okolišima, sjemenke koje se rasprostranjuju vjetrom u kopnenim staništima)

Mehanizmi sukcesije

- Joseph Connell i R.O. Slatyer (1977) sugeriraju tri tipa mehanizama pomoću kojih prisustvo jedne vrste utječe na vjerojatnost pojavljivanja druge vrste u zajednici:
  - **1. Olakšavanje** – Situacija kada raniji stadij u sukcesiji pomaže utvrđivanju sljedećeg stadija (npr. povećanje količine hranjiva i vlage u tlu kod biljaka)
  - **2. Inhibicija** – Situacija kada raniji stadij inhibira (spriječava) utvrđivanje kasnijeg stadija (npr. kroz redukciju resursa, direktan sukob ili tako što ga koristi kao plijen)
  - **3. Tolerancija** – Situacija kada raniji stadij ne vrši nikakav utjecaj na kasniji stadij (nema interakcije). To vodi k zajednicama koje su sastavljene od vrsta koje su podjednako sposobne za invaziju novoformiranih staništa. Slijed sere je u tom slučaju određen životnim vijekom i kompeticijskim sposobnostima danih vrsta

Karakter klimaksa određen je lokalnim uvjetima:

MONOKLIMAKS TEORIJA

- Sukcesija se tradicionalno promatrala kao neumoljiv put prema konačnom obliku zajednice – klimaks zajednici (Clements, 1916)

POLIKLIMAKS TEORIJA

- Zajednica može imati više različitih klimaksa, što ovisi o uvjetima u staništu

TEORIJA OTVORENIH KLIMAKSA (KONTINUUMA)

- U novije vrijeme koncept otvorene zajednice promijenio je i koncept klimaksa, pa se klimaks zajednice danas promatraju kao **kontinuumi** duž kojih su lokalne varijacije u sastavu vrsta određene uvjetima u okolišu; tj. kao regionalni tip otvorenih klimaks zajednica čiji sastav na svakom lokalitetu ovisi o uvjetima u okolišu (Whittaker, 1953)

- Na primjer, šumske zajednice u Wisconsinu predstavljaju klimakse lokalnih sera koji su poredani duž gradijenta vlažnosti u tlu koji se kreće od suhih staništa (u klimaks zajednici dominiraju hrast i jasika) do vlažnih staništa (u klimaks zajednici dominiraju šećerni javor i američka lipa). Dakle, tzv. klimaks vegetacija južnog Wisconsina zapravo predstavlja šumski kontinuum duž kojega se lokalne varijacije u sastavu klimaks zajednica određene topografskim karakteristikama i/ili uvjetima u tlu

Prirodu klimaksa određuju brojni faktori okoliša (hranjiva, vlažnost, nagib, izloženost, požari, herbivori)

Prolazni i ciklički klimaksi

- Vidjeli smo da je jednom ustanovljena klimaks zajednica samoobnovljiva, te da se njen izgled ne mijenja unatoč stalnim zamjenama jedinki unutar zajednice
- Ipak, nisu svi klimaksi trajni, nego mogu biti **prolazni (kratkotrajni)** ili se mogu ponavljati u pravilnim **ciklusima**
- Primjer prolaznog klimaksa je razvitak zajednica u sezonskim barama i lokvama koje svakog ljeta presušuju ili se svake zime smrzavaju i na taj način dolazi do pravilnih periodičkih uništavanja zajednica koje se svake godine ponovno obnavljaju imigracijom iz većih susjednih vodenih staništa ili iz spora i trajnih stadija koje su biljke, životinje i mikroorganizmi ostavili prije nego što je stanište nestalo prethodne godine

Mozaični obrazac sukcesijskih stadija

Smrt jedinki u zajednicama mijenja okoliš i proizvodi mozaični tip zajednica. Obaranje stabla stvara otvor u šumskom svodu i stvara dijelove šumskog tla koji su suhi topli i osvjetljeni. Ti su otvori objekt invazije vrsta iz ranijih stadija sukcesije i te vrste opstaju sve dok se otvor u svodu ne zatvori. Dakle, obaranje drveća stvara zajednicu koja se sastoji od mozaika sukcesijskih stadija, što povećava ukupnu biološku raznolikost u zajednici. Slične mozaične zajednice često se javljaju u zoni plime i oseke, gdje valovi otvaraju pukotine u zajednici

Sukcesije su rezultat varijacija u sposobnosti organizama da koloniziraju poremećena staništa, kao i promjena u okolišu nakon kojih slijede pojavljivanja novih vrsta

- **Dva faktora određuju položaj vrsta u seri:**
  - **1. Stopa kojom vrste naseljavaju novoformirana ili poremećena staništa**
  - **2. Promjene u okolišu tijekom sukcesije**

Značajke dominantnih vrsta u zajednici mijenjaju se tijekom sukcesije

- Sukcesije u kopnenim staništima imaju za posljedicu pravilnu progresiju biljnih formi. Biljke karakteristične za rane i kasne stadije sukcesija primjenjuju različite strategije rasta i reprodukcije:
  - Vrste iz ranih stadija sukcesije su oportunističke (prevrtljive) i one kapitaliziraju visoku sposobnost rasprostranjenja koja im omogućava brzu kolonizaciju novostvorenih ili poremećenih staništa. Da bi poboljšale sposobnost kolonizacije ove vrste imaju veliki broj malih sjemenaka koje se obično rasprostranjuju vjetrom. Te su sjemenke dugo-živuće i mogu godinama mirovati u šumskom tlu.
  - Klimaks vrste se rasprostranjuju i rastu sporije, ali njihova tolerancija na zasjenjivanje i velike dimenzije daju im kompeticijsku prednost u odnosu na rane sukcesijske vrste (pionirske vrste). Sjemenke klimaks vrsta su velike i bogate hranjivima što izniklim mladicama omogućava uspjeh u kompeticiji.

Vrste iz ranih i kasnih stadija sukcesije odlikuju se različitim značajkama

Svojstva zajednica i ekosistema mijenjaju se tijekom sukcesije

- Biološka svojstva zajednica u razvitku mijenjaju se kako vrste ulaze i napuštaju sere. Kako zajednica stari (sazrijeva) omjer biomase prema proizvodnji raste. Potrebe za održavanjem zajednice također rastu sve dok proizvodnja može dostići potrebe i kod te točke neto akumulacija biomase u zajednici prestaje.

- Tijekom sukcesije veličina biljaka se povećava, pa je sve veća proporcija hranjiva koja je na raspolaganju zajednici vezana u biomasi biljaka. Budući da vegetacija zrelih zajednica ima više potpornog tkiva (koje je manje probavljivo), tijekom sukcesije sve veći udio biljne proizvodnje ulazi u detrivorni lanac prehrane. Nadalje, hranjiva su sve čvršće vezana u ekosistemu jer nisu izložena eroziji, minerali se uzimaju brže i uskladištavaju u sve razvijenijem korjenovom sustavu

Model akumulacije biomase
Bormann i Likens (1981) su predložili model oporavka šumskog ekosistema od poremećaja **("Model akumulacije biomase")** koji ima 4 faze:

Faza reorganizacije koja traje 10-20 godina u kojoj šuma gubi biomasu i hranjiva unatoč akumulaciji žive biomase;

Faza izgradnje koja traje više od stoljeća u kojoj ekosistam akumulira i dostiže maksimum biomase;

Preijelazna faza u kojoj biomasa malo opada

Faza ravnoteže u kojoj biomasa fluktuira oko srednje vrijednosti

Tijekom sukcesije se mijenja raznolikost i složenost zajednica

- Kako sukcesija napreduje zajednica općenito postaje raznolikija i složenija **("sukcesijski gradijent raznolikosti")**, premda maksimum raznolikosti zajednice može biti nešto prije samog klimaksa, budući da su tada u zajednici već prisutne sve klimaks vrste a prisutne su i neke vrste iz ranijih stadija koje u klimaks zajednici nestaju
- Povećanje raznolikosti zajednica tijekom sukcesije može se pripisati većem broju faktora:
  - Povećanje prostorne i strukturne raznolikosti staništa kao rezultata djelovanja samih organizama
  - Porast herbivornosti i predacije može pvećati raznolikost vrsta, što omogućava daljnu varijabilnost resursa i veću heterogenost staništa
  - Veća konstantnost fizikalnih karakteristika okoliša (temperatura, vlažnost, vjetar itd) što omogućava opstanak specijaliziranim vrstama
  - Povećanje proizvodnje u ranim fazama sukcesije

Ponovljene fotografije
Većina sukcesija događa se tijekom vrlo dugačkog vremena. Jedna od vrlo korisnih metoda u praćenju dugogodišnjih promjena u izgledu zajednica je metoda "ponavljanih fotografiranja"

Analitički model sukcesije

- *Tijekom sukcesije jedinke ugibaju i bivaju zamjenjene jedinkama iste ili različitih vrsta*
- *Svaka promjena u zajednici tijekom vremena može se prikazati kao prijelaz iz jednog stanja u drugo, a svaki se prijelaz događa s određenom vjerojatnošću*
- *Pretpostavimo da otvoreni prostor ili recentni poremećaj označimo s **0**, a jedinke nekoliko vrsta koje mogu biti prisutne u sustavu označimo kao stanja **A, B, C** itd.*
- *Na primjer:*
  - *Smrt jedinki vrste A bio bi prijelaz: $A \rightarrow O$*
  - *Zamjena jedinki vrste B s jedinkama vrste A: $B \rightarrow A$*
  - *Vjerojatnosti gornjih dvaju prijelaza bile bi: P_{AO} i P_{BA}*

*Ovaj model opisuje sukcesiju kao **Markovljev proces**, nazvan prema ruskom matematičaru Andreju Andrejeviću Markovu koji je ovu teoriju razvio ranih 1920-ih. To je proces u kojem vjerojatnost određenog stanja zajednice ovisi o sadašnjem stanju zajednice, a ne o načinu na koji je zajednica došla u sadašnje stanje. Stanje sustava u vremenu t prikazano je vektorom **N** (**vektor stanja**), koji pokazuje relativne proporcije različitih stanja (0, A i B), koja su označena kao N_0, N_A, N_b. Ukoliko se vjerojatnosti prijelaza iz jednog stanja u drugo nisu promijenile od jednog vremenskog razdoblja do drugog, tada će stanje sustava u vremenu t+1 biti: **$PN(t) = N(t+1)$***

4. BIOLOŠKA RAZNOLIKOST

Biološka raznolikost je strukturalna i funkcionalna varijabilnost životnih oblika koja se manifestira na genetičkoj i taksonomskoj razini, kao i na razini viših sustava organizacije kao što su zajednice, ekosistemi i krajobrazi

Razine mjerenja biološke raznolikosti:

- **Raznolikost značajki**
- **Genetička raznolikost**
- **Bogatstvo vrsta (taksonomska raznolikost)**
- **Raznolikost viših sustava organizacije**
  - Raznolikost zajednica
  - Raznolikost ekosistema
  - Raznolikost krajobraza
- **Kompozicijska razina** (identiteti raznovrsnost elemenata)
- **Strukturna razina** (fizička organizacija ili obrazac elemenata)
- **Funkcionalna razina** (funkcija elemenata)

Raznolikost značajki

Prvo što opažamo kada promatramo dva organizma u prirodi je to da se oni razlikuju, pa je ta različitost (ne-sličnost) značajki prvo i elementarno poimanje biološke raznolikosti, koje je dostupno svakom. Pri opažanju razlika rezolucija se povećava sa stupnjem sličnosti dvaju organizama.

Evolucija značajki

Empirički model *– koristi različitost značajki u uzorku za procjenu ukupne različitosti značajki među organizmima. Broj razlika u značajkama prikazuje se putem relativne dužine pojedine grane na filogenetskom stablu. Takvo stablo kod kojeg su različite dužine grana određene brojem promjena značajki naziva se* ***metričko stablo***

Clock model (Anageneza) *– predstavlja molekularne promjene (npr. promjene DNK baza) koje se akumuliraju tijekom vremena duž grana stabla između grananja. Anageneza je filogenetsko usložnjavanje građe organizama, tj. kontinuirani porast organizacijske složenosti*

Kladogeneza *– evolucija određene grupe organizama odvija se putem grananja u nove grupe (divergencija filogenetskih linija)*

Genetička raznolikost

Mehanizmi stvaranja genetičke raznolikosti

Mutacije i promjene na kromosomima

Mehanizmi održavanja genetičke raznolikosti:

Selektivno neutralne varijacije
Ravnoteža između selekcije i mutacija
Ravnoteža selektivnih sila

- selekcija ovisna o frekvenciji
- varijabilnost okoliša
- ravnoteža između selekcije na različitim razinama

Mehanizmi gubitka genetičke raznolikosti

Križanje u bliskom srodstvu (inbreeding)
Kloniranje
Stvaranje čistih linija

Strukturalna hijerarhija genetičke raznolikosti

1.Aleli
2.Lokusi
3.Stanice (jezgre)
4.Jedinke

5.Obitelji
6.Subpopulacije, deme, susjedstvo
7.Populacije
8.Varijeteti, rase, morfi
9.Geografske rase ili podvrste

Funkcionalna hijerarhija genetičke raznolikosti
- Fenotipske varijacije
- Kariotipske varijacije
- Enzimatske varijacije
- Raznolikost na razini DNK

Prostorna struktura genetičke raznolikosti
Prirodne populacije imaju svoju strukturu u prostoru i vremenu. Obrazac geografske podjele i razmjeri protoka gena između lokalnih populacija su važni za evoluciju i održavanje genetičke varijabilnosti bilo koje vrste
Modeli prostorne strukture genetičkih varijacija:
- Koncept slučajnog parenja unutar populacija je apstraktan. U stvarnim populacijama postoji veća vjerojatnost da se jedinke pare sa susjedima. Wright (1943, 1946) je razvio različite modele u svrhu analiziranja prostorne strukture genetičkih varijacija unutar populacija:
- **1. OTOČNI MODEL** – Populacija je podjeljena u djelomično izolirane skupine jedinki (deme) koje se međusobno pare po principu slučajnosti. Mala frekvencija jedinki koje se pare u jednoj demi migrira u druge deme i pri tome je vjerojatnost migracija u bilo koju od dema jednaka
- **2. STEPENASTI MODEL ("Stepping-stone")** – Identičan je otočnom modelu, osim što se migranti uvijek pomiču u sljedeću demu u liniji
- **3. KONTINUIRANI MODEL** – Deme ne postoje, a udaljenost rasprostranjenja je vrlo mala, tako da su partneri rođeni jedan blizu drugoga

Bogatstvo vrsta
- Vrsta je prepoznata kao osnovna jedinica biološke raznolikosti, bogatstvo vrsta kao temeljni pokazatelj biološke raznolikosti, a visoka stopa nestanka vrsta kao glavna manifestacija krize biološke raznolikosti. Iako mnogi bogatstvo vrsta i biološku raznolikost koriste gotovo kao sinonime, to je ipak daleko od istine jer bogatstvo vrsta predstavlja samo jedan aspekt biološke raznolikosti
- Bogatstvo vrsta je jedna od najčešćih i najšire upotrebljavanih mjera za biološku raznolikost zbog nekoliko razloga:
  - Bogatstvo vrsta obuhvaća bitan dio biološke raznolikosti i u korelaciji je s drugim pokazateljima biološke raznolikosti
  - Značenje pojma "bogatstvo vrsta" je općenito lako razumljivo i isključuje potrebu korištenja složenih indeksa da bi se izrazilo
  - Bogatstvo vrsta je u praksi relativno lako mjerljiv parametar
  - Brojni podaci o bogatstvu vrsta već postoje

Bogatstvo vrsta je u korelaciji s drugim pokazateljima biološke raznolikosti
- Pozitivna korelacija s ekološkom raznolikosti (mnoga standardna mjerenja ekološke raznolikosti sastoje se u mjerenju broja različitih tipova vrsta)
- Postoji tendencija pozitivne korelacije između bogatstva vrsta i broja viših taksonomskih kategorija, pa bogatstvo vrsta može biti dobar pokazatelj raznolikosti na višim razinama, pa možda čak i ukupne morfološke raznolikosti
- Kada bogatstvo vrsta postane umjereno visoko, javlja se pozitivna korelacija s filogenetskom raznolikosti (taksonomskom disperzijom)
- Bogatstvo vrsta je u korelaciji s nizom značajki koje određuju strukturu hranidbenih mreža (povezanost, dužina hranidbenih lanaca, broj trofičkih veza itd), što znači da obuhvaća i neke elemente funkcionalne raznolikosti
- Bogatstvo vrsta je u pravilu povezano s topografskom raznolikosti, što sugerira da obuhvaća i neke elemente krajobrazne raznolikosti

Raznolikost na višim razinama organizacije

- Biološka se raznolikost može mjeriti i na višim razinama organizacije pod kojima podrazumijevamo **životne zajednice, ekosisteme** i **krajobraze**
- Najlakši, pa vjerojatno i najčešći, način mjerenja biološke raznolikosti na ovim razinama je taj da se ona izrazi preko elemenata nižih razina raznolikosti (npr. koliko vrsta ima u nekoj zajednici). Međutim, takvi pristupi ne izražavaju nikakve odlike svojstvene višim sustavima organizacije
- Drugi mogući kriteriji za uspoređivanje viših sustava bile bi razlike u njihovoj strukturi i funkcijama, kao i razlike u njihovom povijesnom porijeklu i evoluciji

Funkcionalna raznolikost

- U prirodi različiti organizmi imaju različitu funkciju ili "ulogu u ekološkoj predstavi".
- Prema tome, mjerenja *raznolikosti funkcija* koje organizmi obavljaju u prirodi mogu također biti jedan od pokazatelja biološke raznolikosti
- Budući da vrste obavljanjem svojih raznolikih funkcija u prirodi omogućavaju funkcioniranje ekosistema na Zemlji ("servisiranje ekosistema"), ovaj je aspekt biološke raznolikosti od životne važnosti i za opstanak čovjeka kao biološke vrste

GRADIJENTI BOGATSTVA VRSTA I FAKTORI KOJI SU U KORELACIJI S BOGATSTVOM VRSTA

Gradijenti bogatstva vrsta

Usporedba biološke raznolikosti između kopna i mora

More pokazuje veću biološku raznolikost na razini viših taksona, dok je kopno raznolikije na razini vrsta i drugih nižih taksona

- May (1994) iznosi 5 mogućih razloga za ovaj kontrast između biološke raznolikosti mora i kopna:
  - Život je počeo u moru
  - Kopneni okoliši su daleko heterogeniji od morskih
  - Oceansko dno je daleko manje "arhitektonski" razvijeno od kopnenih okoliša
  - Obrasci herbivornosti se razlikuju u moru i na kopnu
  - Postoje razlike u veličinskoj distribuciji vrsta u moru i na kopnu

Veliko bogatstvo vrsta na kopnu u prvom je redu rezultat nevjerojatnog razvitka jedne skupine, a to su **kukci**. Odgovor na pitanje koliko ima vrsta na Zemlji u biti je odgovor na pitanje koliko ima vrsta kukaca na Zemlji.

Zašto su neke regije bogatije vrstama od drugih?

- Razlike u raznolikosti vrsta između pojedinih biogeografskih regija objašnjavaju dvije hipoteze:
  - Hipoteza o postojanju "centara porijekla" tj. područja u kojima je stopa akumulacije vrsta i/ili stvaranja novih vrsta vrlo velika. Ti su centri izvori novih vrsta koje se putem migracija šire u okolna područja manje raznolikosti. Ako je ova hipoteza točna, onda bi u tropskim područjima koja se odlikuju visokom raznolikošću stopa nestanka vrsta morala biti mala i/ili stopa specijacije (stvaranja novih vrsta) velika.
  - Druga hipoteza tvrdi da vrste nastaju *in situ* s jedne ili druge strane barijere. Ova teorija podrazumijeva da su preci današnjih vrsta bili široko rasprostranjeni na Zemlji, ali su zatim putem barijera izolirani u odvojene populacije. Ovaj je model, na primjer, prikladan u objašnjavanju podjele između Atlanske i Pacifičke flore i faune

Najvažniji prostorni gradijenti bogatstva vrsta na Zemlji:

- Geografska širina
- Nadmorska visina
- Dubina
- Sukcesijski gradijent

Vremenski obrasci biološke raznolikosti
- Na evolucijskoj vremenskoj skali biološka je raznolikost rezultat dvaju procesa – specijacije i nestanka vrsta. Praćenje vremenskih promjena nije jednostavno jer su fosilni nalazi u dobroj mjeri fragmentirani i nekompletni
- Unatoč povremenim masovnim nestancima organizama na Zemlji, biološka se raznolikost povećava tijekom vremena

Postoje li faktori u okolišu s kojima je bogatstvo vrsta u korelaciji?
- Općenito je uočeno da se bogatstvo vrsta predvidivo mijenja s promjenama nekih faktora okoliša
- Ipak, studiranje odnosa između bogatstva vrsta i faktora okoliša opterećeno je nizom problema:
  - U pravilu postoji prostorna kovarijanca između većeg broja faktora okoliša. Na primjer, Schall i Pianka (1978) su našli visoki koeficijent korelacije između 5 klimatskih faktora
  - Interakcija između bogatstva vrsta i pojedinih faktora okoliša može biti bitno nelinearna
  - Teško je eliminirati razlike koje proizlaze iz veličine istraživanih područja

Preklapanje niša
Razmjer u kojemu vrste mogu biti slične u njihovom korištenju resursa, a da pri tome još uvijek koegzistiraju naziva se **ograničena sličnost**. Ipak, koegzistirajuće vrste u pravilu koriste više od jedne osi niše, pa se vrste koje su previše slične da bi koegzistirale s obzirom na jednu os u pravilu značajno razlikuju u korištenju drugih resursa (drugih osi niše). Takva se situacija naziva **komplementarnost niša**

Mac Arthur (1972) je predložio izraz koji definira odnose između broja vrsta u zajednici (S), ukupnog prostora niše (R), prosječnog prostora niše zauzetog po jednoj vrsti (U), prosječnog broja drugih vrsta koje okupiraju prostor niše svake od vrsta (C), te prosječnog preklapanja prostora niše između dvije takve vrste (A):

$$S = R/U\ (1 + CA)$$

PRIMJER: Ukoliko se jedna vrsta preklapa s drugih 5 vrsta u prosjeku s 0.20, tada je CA = 1 (5 x 0.20), te u prosjeku dvije vrste (1 + CA) zauzimaju svaki dio od ukupnog prostora niše

Odnosi niša i raznolikost:
1. Više vrsta zbog većeg raspona (raznolikosti) resursa
2. Više vrsta zbog veće specijalizacije
3. Više vrsta zbog većeg preklapanja niša
4. Više vrsta zbog boljeg iskorištenja raspona resursa (zajednica je zasićenija vrstama)

Bogatstvo vrsta je često povezano s nekim faktorima okoliša
1. Bogatstvo resursa i produktivnost
2. Heterogenost okoliša
3. Klimatske varijacije
4. Dugoročna stabilnost okoliša
5. Surovost okoliša

Odnos produktivnost-raznolikost
- Općenito se može očekivati porast bogatstva vrsta s porastom resursa i produktivnosti
- Porast raznolikosti s produktivnošću ipak nije univerzalni fenomen

"Paradoks obogaćivanja"
- Rezultati eksperimenta koji je započeo 1856 i traje do današnjih dana u Rothamstedu (Engleska) gdje je pašnjak veličine 3.2 x 10^4 m^2 podjeljen na 20 dijelova od kojih su 2 služila kao kontrola, dok su drugi bili gnojeni jednom godišnje. Dok su negnojene površine održavale manje-više konstantno bogatstvo vrsta, dotle je na gnojenim površinama došlo do progresivnog opadanja raznolikosti vrsta. Opadanje broja vrsta kao odgovor na povećanu količinu hranjiva Rosenzweig je nazvao **"paradoks obogaćivanja"**

- Primjer za "paradoks obogaćivanja" je proces eutrofikacije u vodenim ekosistemima tijekom kojega se povećava fitoplanktonska proizvodnja, ali opada bogatstvo fitoplanktonskih vrsta. Taj je fenomen poznat i kao **"paradoks planktona"**

Odnos produktivnost-raznolikost: Zaključci

- Ne postoji univerzalan obrazac odnosa između produktivnosti i raznolikosti. Odnos između ova dva parametra može biti pozitivan, negativan ili može biti opisan krivuljama "grbavog" oblika ili oblika slova U
- Na globalnoj prostornoj skali (duž geografske širine) u pravilu postoji pozitivna korelacija, dok je na manjim regionalnim skalama taj odnos najbolje opisan "grbavom" krivuljom (maksimalno bogatstvo vrsta kod umjerenih razina produktivnosti)
- Ukoliko porast produktivnosti znači porast raspona resursa (raznolikosti resursa), tada se može očekivati i porast bogatstva vrsta. Međutim, ukoliko je porast produktivnosti rezultat porasta pojedinog resursa, ali ne i porasta raspona resursa (povećao se kvantitet, ali ne i raznolikost resursa), tada to ne mora rezultirati povećanjem bogatstva vrsta, a često može dovesti i do njegovog smanjenja

Heterogenost okoliša

Za očekivati je da prostorno heterogeniji okoliši mogu pružiti utočište većem broju vrsta zbog toga što pružaju veću raznolikost mikrostaništa, veći raspon mikroklima, više tipova skloništa od predatora, veći raspon resursa itd.

Klimatske varijacije i stabilnost okoliša

- Utjecaj klimatskih varijacija na bogatstvo vrsta može ovisiti o tome da li su varijacije predvidljive
- U sezonskim okolišima gdje su klimatske varijacije predvidljive može se očekivati veći broj vrsta u odnosu na konstantne okoliše jer se različite vrste izmjenjuju u različitim sezonama (to se osobito odnosi na biljne vrste). Za takve se sezonske okoliše može kazati da su vremenski diferencirani.
- U nesezonskim i stabilnim okolišima postoji prilika za specijalizacijama koje u sezonskim okolišima nisu moguće (npr. bilo bi teško zamisliti egzistenciju dugoživućih konzumenata voća/plodova u sezonskim okolišima u kojima bi plodovi bili dostupni samo tijekom jedne sezone). Pored toga u stabilnim se okolišima može očekivati veća zasićenost vrstama. S druge strane u stabilnim se okolišima može očekivati snažnija kompeticija koja će rezultirati većom stopom isključenja vrsta.

Surovost okoliša

- "Surovim okolišima" nazivamo okoliše u kojima dominiraju ekstremni abiotički faktori (velika hladnoća ili vrućina, alkalna jezera, kisela tla, zagađene rijeke, ekstremno slano more, vrući izvori, spiljski okoliši itd.), premda se mora kazati da je teško definirati što je ekstremno budući da ekstremni okoliš za jednu vrstu ne mora biti ekstreman za drugu vrstu
- Brojne su studije pokazale da je bogatstvo vrsta manje u ekstremnim okolišima:
  - Na travnjacima sjeverne Engleske broj biljnih vrsta po 1 m^2 je najmanji na tlima s najnižom pH vrijednosti (najkiselija tla)
  - Broj vrsta bentoskih beskralježnjaka u šumskim potocima južne Engleske bio je značajno manji u kiselim potocima
- Ipak, problem kod ekstremnih okoliša je u tome što su za njih vezane još neke značajke uz koje također ide siromaštvo vrsta
  - Ova su staništa u pravilu ekstremno neproduktivna
  - Mnoga ekstremna staništa zauzimaju vrlo mala područja (npr. spilje ili vrući izvori)

Regionalna i lokalna raznolikost

- Robert Whittaker je razlikovao dvije vrste raznolikosti s obzirom na to jesu li te raznolikosti primarno određene lokalnim ili regionalnim faktorima:
  - **Alfa raznolikost ili lokalna raznolikost** – predstavlja raznolikost vrsta na malom području koje karakterizira više-manje uniformno stanište. Lokalna je raznolikost osjetljiva na definiciju staništa, kao i na površinu i intezitet uzorkovanja

- **Gama raznolikost ili regionalna raznolikost** – predstavlja ukupni broj vrsta opaženih na svim staništima unutar veće regije. Pod pojmom regije ekolozi podrazumijevaju geografska područja unutar kojih ne postoje značajnije barijere za rasprostranjenje organizama; dakle, granice regije ovise o tome koje organizme promatramo, iz čega proizlazi da je distribucija vrsta unutar regije odraz njihove selekcije prikladnog staništa, a nije odraz nemogućnosti rasprostranjenja do prikladnih staništa. Kada su iste vrste prisutne u svim staništima regije tada su lokalna i regionalna raznolikost jednake. Kada svako stanište unutar regije ima jedinstvenu floru i faunu tada je regionalna raznolikost jednaka prosječnoj lokalnoj raznolikosti pomnoženoj s brojem staništa u regiji
- **Beta raznolikost** – predstavlja razliku u sastavu vrsta od jednog staništa do drugog (ili turnover vrsta s jednog staništa na drugo). Beta raznolikost jednaka je omjeru između gama raznolikosti i alfa raznolikosti (gama/alfa).

Faktori koji utječu na regionalnu i lokalnu raznolikost vrsta
Broj vrsta se na regionalnoj razini povećava kroz procese specijacije (nastanka novih vrsta) i imigracije. Na lokalnoj je razini raznolikost vrsta određena ekološkim interakcijama (predacija, kompeticija itd.). Budući da svaka lokalna zajednica predstavlja mali uzorak ukupne regionalne raznolikosti vrsta, jer se vrste specijaliziraju na određena staništa, to znači da je selekcija staništa proces koji povezuje regionalnu i lokalnu raznolikost

"Ekološko oslobađanje"
Kada unutar regije koegzistira veliki broj vrsta tada se svaka od njih javlja u relativno malom broju staništa; drugim riječima specijalizacija na staništa se povećava u direktnoj relaciji s raznolikošću.
Otoci obično imaju manji broj vrsta u odnosu na kopnena područja usporedive veličine. Međutim vrste na otocima u pravilu imaju gušće populacije i okupiraju veći broj različitih staništa. Ovi su fenomeni nazvani **"kompenzacija gustoćom"** (Crowell, 1962) i **"širenje staništa"** (MacArthur et al., 1972; Wright, 1980).
Oba fenomena zajedno koja govore o širem korištenju staništa i resursa od strane populacija u regijama s niskom raznolikošću, a što je rezultat smanjene interspecijske kompeticije nazivaju se **"ekološko oslobađanje"** (**ecological release**)

Odnos između regionalnog i lokalnog bogatstva vrsta
Lokalna je raznolikost pod izravnim utjecajem regionalne raznolikosti
Postoje dva teoretska tipa odnosa između lokalne i regionalne raznolikosti:
Tip I – lokalna je raznolikost direktno proporcionalna regionalnoj, ali je manja
Tip II – kako regionalno bogatstvo vrsta raste, lokalno bogatstvo vrsta može dostići maksimum (zasićenje)
Čini se da većina prirodnih sustava pokazuje odnos Tipa I što sugerira zaključak da lokalne zajednice uglavnom nisu zasićene vrstama

MEHANIZMI REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

Dva pogleda na regulaciju strukture zajednica:
1. Regionalno/povijesni pogled - Raznolikost lokalnih zajednica primarno je određena regionalnom raznolikošću, tj. regionalno/povijesnom skupinom faktora koja uključuje procese specijacije i nestanaka vrsta na dužoj vremenskoj (evolucijskoj) skali, kao i na većoj prostornoj (regionalnoj) skali
2. Lokalno/deterministički pogled - U određivanju raznolikosti lokalnih zajednica važnu ulogu imaju lokalno/savremeni faktori koji uključuju lokalne procese u zajednicama u koje spadaju kompeticija, predacija, bolesti, promjene u sastavu zajednica (sukcesije), te poremećaji u fizičkom okolišu. U tom kontekstu, lokalna bi raznolikost vrsta predstavljala ravnotežu između lokalne stope nestanka vrsta (kao rezultata navedenih procesa) i regionalne stope proizvodnje vrsta i imigracije
Regionalno/povijesni pogled
Vremenska hipoteza:

- Vremenska hipoteza sugerira da se raznolikost kontinuirano povećava tijekom vremena, pa je za očekivati da je raznolikost vrsta veća u starijim staništima
- Tijekom geološke povijesti Zemlje klima je prolazila cikluse zahlađenja i zatopljenja. Tijekom ledenih doba većina je polarnih i umjerenih staništa bila uništena, pa su evolucija i proces akumulacije vrsta u tim područjima bili višekratno resetirani. S druge strane neki su djelovi tropskih područja preživjeli ledena doba pa je proces evolucije i akumulacije vrsta u njima bio neprekinut

Dugoročni povijesni i regionalni procesi značajno utječu na strukturu lokalnih zajednica

- Vidjeli smo da na biološku raznolikost utječe čitav niz faktora kao što su površina područja, geografska širina, nadmorska visina/dubina, heterogenost staništa, klimatske varijacije, sukcesijski stadij, bogatstvo resursa i produktivnost itd.
- Ipak, brojne razlike u geografskoj raznolikosti vrsta i organizaciji zajednica ne mogu se zadovoljavajuće objasniti navedenim faktorima
- U mnogim slučajevima jedinstveni povijesni i regionalni procesi odgovorni su za postojanje značajnih razlika u raznolikosti vrsta između različitih regija

Lokalno/deterministički pogled

Ravnotežne teorije - Ravnotežne teorije usmjeravaju pažnju na svojstva zajednica kada se one nalaze u ravnoteži, pa varijacije nisu centralno pitanje kojima se ove teorije bave. Pri tome pod pojmom ravnoteže ekolozi podrazumijevaju stanja kojima sustav teži

Neravnotežne teorije - Neravnotežne teorije uzimaju u obzir promjene kao način ponašanja sustava (zajednica) koji je izvan ravnoteže. Ove teorije za razliku od ravnotežnih pažnju usmjeravaju upravo na varijacije unutar zajednica

RAVNOTEŽNE TEORIJE REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

1. Ravnotežna teorija otočne biogeografije
2. Povećana specijalizacija korištenja resursa (diverzifikacija niša)

Ravnotežna teorija otočne biogeografije (MacArthur i Wilson 1963, 1967)

- MacArthurova i Wilsonova teorija otočne biogeografije je najznačajnija ravnotežna ekološka teorija koja raznolikost vrsta u zajednicama objašnjava ravnotežom između imigracije vrsta i njihovog lokalnog nestanka
- Budući da su otoci vrlo pogodan objekt za istraživanja teorija je originalno postavljena na temelju istraživanja raznolikosti na otocima. Međutim, otoci nisu samo otoci kopna na moru. Jezera su isto tako "otoci" u "moru" kopna; vrhovi planina su "otoci" u "oceanu" nizina; otvori u šumskom svodu su "otoci" u "moru" krošnji; napokon svaki organizam okružen organizmima druge vrste je "otok". Ukratko, vrlo je malo zajednica u prirodi koje nemaju bar neki element otočnosti

Broj vrsta na otocima određen je ravnotežom između imigracije vrsta s kopna ili susjednih otoka i lokalnih nestanaka vrsta

- Stopa imigracije na otok je u početku vrlo velika jer je na otoku malo vrsta pa je prisutan veliki broj neiskorištenih niša a kompeticija je mala. Kako se broj vrsta na otoku povećava stopa imigracije opada
- Stopa nestanka vrsta je u početku mala, ali se povećava kako se broj vrsta na otoku povećava
- Tamo gdje se krivulje imigracije i nestanka sijeku, korespondirajući broj vrsta je ravnotežni broj vrsta na otoku

Ravnotežni broj vrsta na otocima proporcionalan je veličini otoka

- Mali otoci podržavaju manje populacije, pa je vjerojatnost nestanka vrsta veća na manjim otocima. Grafički, to znači da će krivulja nestanka za manji otok biti viša od krivulje nestanka vrsta za veći otok. Kao posljedica, ravnotežni broj vrsta biti će manji na manjem otoku.

Ravnotežni broj vrsta na otocima proporcionalan je blizini otoka kopnu (ili drugom izvoru imigracija)

- Za očekivati je da će stopa imigracije vrsta na otoke opadati što je otok udaljeniji od kopna. Grafički, to znači da će krivulja imigracije za udaljenije otoke biti niža od krivulje za bliže otoke. Rezultat je manji ravnotežni broj vrsta na udaljenijim otocima.

Relaksacija (opuštanje)

- Otoci koji su nekada bili dio kopna, pa su vremenom "mostovi" preko kojih su bili spojeni s kopnom potopljeni, pružaju podatke koji su konzistentni s teorijom ravnoteže. Ukoliko je ravnotežni broj vrsta određen veličinom otoka, ovi bi novonastali otoci trebali gubiti vrste dok ne dostignu novu ravnotežu koja je u skaldu s njihovom veličinom. Taj se proces naziva **relaksacija** ili **opuštanje**

Model otočne biogeografije primjenjiv je i na kopnena staništa

- Glavna razlika između kopna i otoka je u tome što se na kopnu osim imigracijom dodatak novih vrsta događa i kroz proces specijacije (stvaranja novih vrsta). U velikim kopnenim područjima koja su izolirana barijerama od drugih područja (npr. kontinenti) nove vrste su isključivo rezultat specijacije. U tom je slučaju ravnotežni broj vrsta rezultat ravnoteže između procesa specijacije i procesa nestanka vrsta

Disharmonija

- Sastav vrsta i njihove relativne proporcije često se razlikuju na otocima u odnosu na kopno s kojega kolonizatori dolaze. Ovaj se fenomen naziva **disharmonija** i posljedica je činjenice da su neke vrste bolje opremljene za invaziju otoka. Na primjer, papratnjače čije male spore lako raznosi vjetar se bolje rasprostranjuju na otoke od ptica, a ptice bolje od sisavaca.
- Drugi važan razlog za disharmoniju je taj što se vrste razlikuju u sposobnosti opstanka na otocima. Na primjer herbivorni kornjaši koji imaju visoko specijaliziranu prehranu su više izloženi riziku nestanka na otocima od generalističkih karnivornih kornjaša. Vrste koje su inače rijetke na otocima imaju pogotovo male populacije što povećava rizik od nestanka. Veliki predatori (kralježnjaci) su odsutni na mnogim otocima, pogotovo ako su specijalisti, a isto vrijedi i za mutualiste i parazite

Povećana specijalizacija korištenja resursa (diverzifikacija niša)

- Raznolikost vrsta u zajednici rezultat je ravnoteže između djelovanja kompeticije i dovoljne različitosti niša koje vrste zauzimaju koja osigurava da ne dođe do kompeticijskog isključenja. Koja će razina različitosti između niša biti dovoljna za koegzistenciju vrsta ovisit će o nizu faktora kao što su produktivnost i heterogensot staništa, klimatske prilike, aktivnost predatora i parazita itd.
- Darwinove zebice na otočju Galapagos – primjer specijalizacije u prehrani (diferencijacija niša)

1. Više vrsta zbog većeg raspona (raznolikosti) resursa
2. Više vrsta zbog veće specijalizacije
3. Više vrsta zbog većeg preklapanja niša
4. Više vrsta zbog boljeg iskorištenja raspona resursa (zajednica je zasićenija vrstama)

Način izbjegavanja predatora može biti dimenzija niše

Dimenzije niše nisu ograničene samo na prehranu i toleranciju prema fizičkim uvjetima u okolišu.
Izbjegavanje predacije također može biti dimenzija niše duž koje će se formirati različitosti između vrsta.
Ricklefs i O'Rourke (1975)

Ekomorfološka analiza

- Morfološke prilagodbe vrsta su oblikovane okolišem pa prema tome moraju odražavati položaj vrste u ekološkom prostoru niše. Ideja da položaj vrsta u morfološkom prostoru korespondira s njihovim položajem u ekološkom prostoru niše temelj je metode koja se zove **ekomorfološka analiza**
- Ideja da se ekološki odnosi između vrsta mogu procijeniti preko njihove morfologije u najvećoj mjeri polazi od opažanja koje je opisao Hutchinson (1959), a koje sugerira da se blisko srodne vrste koje žive

u istim staništima i jedu iste tipove hrane razlikuju u biomasi za faktor 2.0, a u dužini tijela za faktor koji iznosi oko 1.3 (što je kubni korjen iz 2.0). Ova razlika u veličini tijela sugerira postojanje razlika u veličini plijena s kojim se hrane
- U ekomorfološkoj analizi, stupanj "pakovanja" vrsta u prostoru niše procjenjuje s pomoću morfološke udaljenosti između najbližih susjeda ili pomoću prosječnog morfološkog volumena okupiranog po vrsti. Volumen morfološkog prostora kojeg zauzima čitava zajednica proizlazi iz varijanci distribucija vrsta duž svake od morfoloških osi.

Ekomorfološka analiza
Primjer: Analiza zajednica šišmiša u tropskim i umjerenim područjima
- Morfološki je prostor definiran s dvije dimenzije:
  - 1. Omjer između dužine uha i dužine podlaktice koji govori o šišmiševom sonarnom sustavu, pa prema tome o tipu plijena i načinu njegove lokacije
  - 2. Omjer između dužine trećeg i petog prsta na kosturu krila koji daje podatak jesu li krila duga i uska ili kratka i široka, što opet govori o letnim karakteristikama šišmiša koje određuju njegov potencijalni plijen
- Kada su sve vrste bile ucrtane na graf pokazalo se da su zajednice u Ontariju bile daleko manje raznolike, a sve su vrste imale sličnu morfologiju koja je ukazivala na male kukcojedne vrste
- Zajednica u Kamerunu bila je daleko raznolikija, zauzimala je znatno veći morfološki volumen koji je korespondirao s većom raznolikošću ekoloških uloga koje u tom području igraju šišmiši. Pored malih kukcojednih vrsta, ovdje su bile prisutne i vrste koje se hrane voćem, nektarom, ribama, te velike predatorske vrste koje se hrane drugim šišmišima.
- Dakle, morfološki se prostor povećavao u direktnoj proporciji s brojem vrsta

Negativni odnos distribucija
- Brojne su studije koristile obrazac distribucije vrsta kao važan dokaz interspecijske kompeticije. Ukoliko dvije vrste pokazuju negativnu distribuciju (tamo gdje je prisutna jedna vrsta nema druge vrste) to može značiti da su njhove potrebe vrlo slične (ekloške niše im nisu dovoljno različite), pa dolazi do kompeticijskog isključenja
- Studija dviju ekološki sličnih vrsta kukavica na Bizmarkovom arhipelagu duž obale Nove Gvineje pokazala je da su one imale uzajamno isključivu distribuciju. Na svakom je otoku bila uvijek prisutna samo jedna vrsta (ili nijedna), a nikada obje.

Neutralni model i nul hipoteza
- Teorija kompeticije predviđa postojanje ograničenja sličnosti između kompeticijskih vrsta, što bi trebalo značiti da ukoliko kompeticija ima snažnu ulogu u modeliranju strukture zajednica tada bi njen utjecaj trebao biti očit u odnosima niša između koegzistirajućih vrsta. To znači da bi vrste s vrlo sličnim nišama trebale isključivati jedna drugu, tako da bi se njihove distribucije trebale razlikovati više nego što bi se to moglo očekivati
- Ova se pretpostavka može testirati na način da se stvarne prirodne zajednice usporede s **"neutralnim modelima"**, modelima zajednica koji zadržavaju glavne osobine stvarnih zajednica, ali su iz njih isključene posljedice bioloških interakcija
- Ti su modeli pokušaj da se prati jedan daleko općenitiji pristup u znanstvenim istraživanjima, a to je konstruiranje i testiranje **"nul hipoteze"** koja u ovom slučaju kaže da se struktura prirodnih zajednica ne razlikuju od slučajne, što znači da kompeticija nije imala značajan utjecaj. Ukoliko se stvarni podaci značajno razlikuju od nul hipoetze, tada je treba odbaciti, što znači da je istraživani fenomen (kompeticija) imao značajan utjecaj

- Ukoliko kompeticija utječe na strukturu zajednice za očekivati je da će vrste u prirodnim zajednicama biti jednolikije razmaknute u prostoru niše zajednice od slučajnih nul-zajednica
- Pravilan razmak vrsta duž jedne dimenzije niše ukazuje na važnu ulogu kompeticije
- Ukoliko položaj vrsta u zajednici nije bio pod utjecajem kompeticije, tada će raspored vrsta u prostoru niše zajednice biti slučajan (slagat će se s "nul hipotezom")
- Slučajnost distribucija vrsta se može testirati statistički. Brojne su studije koje nisu uspjele dokazati postojanje neslučajnih (pravilno razmaknutih) distribucija vrsta, ali ima i studija koje su to uspjele dokazati.

Jesu li lokalne zajednice zasićene vrstama?

- Da li vrste popunjavaju ekološki prostor u zajednicama do nekog fiksnog kapaciteta koji je određen njihovim lokalnim interakcijama?
- Ukoliko "pakovanje" vrsta dostiže zasićenje lokalno, moglo bi se očekivati da lokalna raznolikost sličnih staništa bude neovisna o regionalnoj raznolikosti
- To se može testirati tako da se prikaže odnos između lokalne i regionalne raznolikosti
- Analize zajednica dale su različite rezultate

Je li struktura zajednica konvergentna?

- Kao što kod biljaka i životinja koje žive u sličnim staništima, ali različitim regijama postoji sličnost (konvergencija) u njihovom izgledu i funkcijama, tako se smatralo da bi i zajednice mogle pokazivati slično svojstvo
- Ideja o konvergentnosti zajednica podrazumijeva da bi zajednice koje se nalaze u sličnim fizičkim uvjetima okoliša trebale imati sličan broj vrsta bez obzira na geografski položaj i povijest tih staništa
- Ipak, brojni su primjeri koji ne podupiru ideju o konvergentnosti zajednica. Na primjer, tropske kišne šume Malezije imaju veću raznolikost vrsta u odnosu na slične šume u Južnoj Americi i Africi. Mediteranske biljne zajednice u Izraelu imaju 4 puta više biljnih vrsta u usporedbi sa sličnim zajednicama u Kaliforniji

Primjeri nekonvergentnosti zajednica, kao i nedostatak konzistentnih dokaza za lokalno zasićenje zajednica sugeriraju da regionalno/povijesni procesi mogu imati veliku ulogu u stvaranju i održavanju raznolikosti vrsta

NERAVNOTEŽNE TEORIJE REGULACIJE BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

POREMEĆAJ: Svaka sila koja ometa proces kompeticijskog isključenja može spriječiti nestanak vrsta i povećati raznolikost vrsta u zajednici. Poremećaj podrazumijeva ometanje tijeka procesa ili sukob s postojećim utvrđenim stanjem. U ekologiji zajednica, temeljni proces je interspecifička kompeticija, a postojeće stanje je struktura zajednice. Prema tome, poremećaj je svaki pojedinačni događaj u vremenu koji uklanja organizme ili na neki drugi način remeti zajednicu utječući na rspoloživost resursa ili mijenjajući fizički okoliš. Općenite posljedice mogu biti otvaranje prostora ili oslobađanje resursa. Prema ovoj definiciji, predacija se može promatrati kao poremećaj jednako kao bilo koji poremećaj u fizičkom okolišu

Poremećaji i raznolikost zajednica

- Raznolikost se u prirodi može objasniti podjelom resursa između vrsta koje se za te resurse takmiče. Kompeticija za resurse može završiti isključenjem nekih vrsta (slabijih kompetitora) što bi vodilo k smanjenju biološke raznolikosti.
- Međutim, brojne su situacije kada poremećaji u okolišu (požari, oluje, suše, jake hladnoće, poplave, predatori, paraziti itd) mogu smanjiti populacije do razine kada resursi prestaju biti ograničavajući pa i kompeticija između vrsta prestaje
- S druge strane, poremećaji mogu stvoriti prostornu i vremensku heterogenost okoliša (nikada jedna godina nije jednaka sljedećoj, niti je jedan cm^2 tla jednak susjednom cm^2) koja će ponovo rezultirati time da princip kompeticijskog isključenja neće funkcionirati

Neravnotežne teorije regulacije biološke raznolikosti:

1. **Predacija**
2. **Poremećaji u okolišu**

Predacija i raznolikost

1. **Koegzistencija posredovana izrabljivačem**
2. **Hipoteza pritiska štetočina**

"Koegzistencija posredovana izrabljivačem"

- Kada predatori reduciraju populacije svog plijena ispod nosivog kapaciteta okoliša, oni na taj način posredno reduciraju i kompeticiju između potencijalnih kompetitora i tako omogućavaju koegzistenciju većeg broja vrsta
- Štoviše, selektivna predacija superiornih kompetitora može omogućiti kompeticijski inferiornim vrstama da opstanu u zajednici
- Kada predacija djeluje na smanjenje kompeticije između vrsta i na taj način omogućava njihovu koegzistenciju, dakle povećava raznolikost vrsta u zajednici, to se naziva **"koegzistencija posredovana izrabljivačem"**

Utjecaj herbivora:

Darwin (1859) je bio prvi koji je zabilježio da košenje tratine održava veću raznolikost biljnih vrsta u odnosu na tratinu koja nije košena

Pašnja od strane herbivora povećava raznolikost biljnih vrsta. Kada je intezitet pašnje slab ili je uopće nema nekoliko dominantnih biljka eliminira slabije kompetitore. Kada je pašnja preintezivna to također smanjuje raznolikost biljnih vrsta, jer one bivaju eliminirane od strane herbivora. Pokazalo se da je raznolikost biljnih vrsta najveća kada je intezitet pašnje bio umjeren.

Utjecaj karnivora:

Na hridinastim obalama pacifičke Sjeverne Amerike zvjezdača *Pisaster ochraceus* je glavni predator, a dagnje su njen glavni plijen. Istovremeno, dagnje su dominantni kompetitor među različitim vrstama herbivornih organizama koji žive na tim obalama.

Paine (1966) je proveo eksperiment na obalama države Washington u kojem je pratio utjecaj predatorske zvjezdače na raznolikost vrsta herbivornih organizama. Uklanjanje zvjezdače imalo je dramatične posljedice. U prisustvu zvjezdače na hridinastim je obalama bilo prisutno 15 vrsta herbivornih organizama. Kada je zvjezdača bila uklonjena, broj vrsta je u razdoblju od 15 mjeseci pao na 8

"Hipoteza pritiska štetočina"

- Brojni su pokušaji da se biljne vrste održavaju u monokulturi završile neuspjehom, a razlog je bio pustošenje od strane štetočina
- Hipoteza koja sugerira da pritisak štetočina pridonosi većoj raznolikosti vrsta naziva se **"hipoteza pritiska štetočina"**
- Jedna od pretpostavki ove hipoteze je ta da sadnice imaju veće izglede za uspjeh ukoliko kliju na većoj udaljenosti od odrasle biljke svoje vrste, nego u njenoj blizini. Naime odrasle biljke mogu pružati gostoprimstvo populacijama specijaliziranih herbivora i patogena koji onda lako napadaju sadnice koje su proklijale u blizini
- Ključna ideja "hipoteze pritiska štetočina" je ta da je sama abundancija vrsta, više nego njihova kvaliteta kao hrane, to što ih čini ranjivijima na predaciju (**"selekcija plijena ovisna o frekvenciji"**). Konzumenti lako pronalaze abundantne vrste i njima se hrane tako efikasno da reduciraju njihove populacije i tako omogućavaju manje čestim vrstama da rastu

Poremećaji u okolišu i raznolikost

1. Modeli zatvorenih sustava - Modeli zatvorenih sustava pretpostavljaju da će rezultat kompeticije biti u skladu s Lotka-Volterrinim jednadžbama, tj. svaki će se nestanak vrsta dogoditi jednom i zauvijek. Svi do sada spomenuti ravnotežni modeli regulacije biološke raznolikosti pripadaju upravo modelima zatvorenih sustava.

2. Modeli otvorenih sustava - Međutim, vrlo se često stvarne zajednice u prirodi mogu bolje opisati kao otvoreni sustavi koji se sastoje od mozaika manjih dijelova unutar kojih se događaju interakcije, ali između kojih dolazi do migracija pa svaki nestanak vrste u jednom dijelu staništa ne mora nužno biti konačan (uvijek postoji mogućnost rekolonizacije s drugih dijelova staništa)

Modeli zatvorenih sustava

1. **Teorija vremenske heterogenosti okoliša**
2. **Efekt pohrane (skladištenja)**

"Teorija vremenske heterogenosti okoliša"

- Ukoliko se fizički uvjeti u okolišu kontinuirano mijenjaju, a relativni kompeticijski odnosi između vrsta nisu konstantni, tada kompeticijsko isključenje jedne vrste s drugom ne mora biti neizbježno
- Ovu je ideju prvi iznio Hutchinson (1961) inspiriran bogatstvom fitoplanktonskih zajednica, koje su često pokazivale ekstremno bogatstvo vrsta u vrlo strukturalno jednostavnim i hranjivima siromašnim vodenim staništima. Hutchinson je ovaj fenomen nazvao **"paradoks planktona"**
- Uvjeti u okolišu kao što su temperatura, svjetlo, koncentracije hranjiva itd. mijenjaju se iz sata u sat iz dana u dan. Prihvatljivo je pretpostaviti da je veliko bogatstvo fitoplanktonskih vrsta rezultat opetovanih prekida u procesu kompeticijskog isključenja. Uvjeti u okolišu mijenjaju se dovoljno brzo da nijedna vrsta ne može biti dovoljno dugo superiorna da bi mogla eliminirati druge vrste. Slično se događa i u zajednicama trava na kopnu gdje uvjeti u okolišu variraju iz godine u godinu.

David Tilman je predložio potencijalno objašnjenje za "paradoks planktona" koje se temelji na njegovom modelu kompeticije između konzumenata:

- Staništa s nižom ukupnom količinom resursa mogu podržati veći broj vrsta, pod uvjetom da je apsolutni raspon resursa usporediv između staništa

"Efekt pohrane (skladištenja)"

- Fenomen poznat pod nazivom **"efekt pohrane ili skladištenja"** (Warner i Chesson, 1985; Chesson, 1990) predstavlja situaciju koja je vrlo slična onoj koju je za planktonske zajednice opisao Hutchinson
- Promjenjivi uvjeti u okolišu samo su povremeno povoljni za reprodukciju dugo-živućih organizama, pa se ostvareni rezultati tijekom povoljnih razdoblja pohranjuju u formi odraslih jedinki ili trajnih stadija (ciste, spore, sjemenke itd.) dok uvjeti ponovo ne postanu povoljni
- Da bi "efekt pohrane" mogao rezultirati većim bogatstvom vrsta moraju biti zadovoljena dva uvjeta:
  - 1. Okoliš mora varirati na takav način da se za svaku vrstu moraju izmjenjivati povoljni i nepovoljni uvjeti, pri čemu uvjeti koji su povoljni za jednu vrstu moraju biti nepovoljni za drugu
  - 2. Organizmi moraju biti dugo-živući (bilo u obliku odraslih jedinki ili trajnih stadija) kako bi mogli izdržati razdoblja nepovoljnih uvjeta
- "Efekt pohrane" će bolje funkcionirati ukoliko između odraslih jedinki nema jake kompeticije
- "Efekt pohrane" može uspješno objasniti visoku raznolikost jednogodišnjih pustinjskih biljaka (dugoživuće sjemenke), zooplanktona (jaja koja ulaze u dijapauzu), kao i mnogih drugih dugoživućih organizama

Modeli otvorenih sustava

"Koncept dinamike malih površina"

- Poremećaji koji otvaraju nove prostore su česti u svim tipovima staništa. U šumama se to događa pod utjecajem vjetra, munja i požara, potresa, slonova, drvosječa ili jednostavno kao posljedica umiranja stabala zbog bolesti ili starosti. U zajednicama travnjaka novi se prostori otvaraju kao posljedica mraza, životinja koje buše tlo, pašnje, te stopala i izmeta velikih herbivora. Na obalama i koraljnim grebenima poremećaje izazivaju valovi, oluje, uragani, brodovi, ronioci i predatori. Novootvoreni prostori daju šansu za kolonizaciju inferiornih kompetitora. Uloga fizičkih poremećaja u okolišu identična je ulozi predatora u modelu "koegzistencije posredovane izrabljivačima"
- Imajući ovo na umu, model "dinamike malih površina" promatra zajednicu kao otvoren sustav koji se sastoji od brojnih malih dijelova koji se koloniziraju slučajno i između kojih se događaju migracije (čvrsta veza s konceptom metapopulacije)
- Bit "koncepta dinamike malih površina" sadržana je u ideji da stopa obnavljanja populacije u danom dijelu staništa ne mora biti povezana s fekunditetom populacije koja se trenutno nalazi u tom dijelu staništa

Primjer: Poremećaj koji otvara pukotinu u šumskom svodu stvara prolaznu heterogenost uvjeta u okolišu (intezitet svjetla, te temperatura i vlažnost tla) i stvara mozaični okoliš koji može podržati veći broj vrsta. Zbog okomitog upada sunčevih zraka, premećaj će u tropskim područjima stvoriti veći gradijent uvjeta u okolišu u odnosu na područja u umjerenim geografskim širinama

Koncept dinamike malih površina:

1. **Dominacijom kontrolirane zajednice**
2. **Utemeljiteljem kontrolirane zajednice**

"Dominacijom kontrolirane zajednice"

- Koncept **"dominacijom kontroliranih zajednica"** prikladan je za zajednice u kojima su neke od vrsta izrazito kompeticijski superiorne u odnosu na druge, što znači da prvi kolonizator ne mora nužno održati svoje prisustvo u danom dijelu staništa
- Kompeticijsko isključenje vrsta događa se na lokalnoj razini, dok procesi imigracije omogućavaju ponovnu rekolonizaciju dijelova staništa
- U takvim uvjetima poremećaji koji otvaraju nove prostore (pukotine) u zajednicama vode k predvidljivim slijedovima vrsta koji podsjećaju na sukcesije
- Kada su poremećaji velikih razmjera i vremenski sinkronizirani tada čitavo područje istovremeno prolazi kroz istu sukcesiju vrsta. Međutim, mali poremećaji mogu stvoriti mozaično stanište koje kao rezultat daje zajednicu koja se u pojedinim dijelovima staništa nalzi u različitim stadijima sukcesije, što doprinosi većem ukupnom bogatstvu vrsta u zajednici
- Najznačajnija hipoteza koja objašnjava raznolikost vrsta u "dominacijom kontroliranim zajednicama" je **"hipoteza umjerenog poremećaja"**

Hipoteza umjerenog poremećaja

Utjecaji koje poremećaji imaju na zajednicu snažno ovise o intezitetu poremećaja, kao i o frekevenciji poremećaja (frekvenciji kojom se otvaraju pukotine ili slobodni prostori u staništu). U tom kontekstu "hipoteza umjerenog poremećaja" sugerira da će se najveća raznolikost vrsta održavati kod srednjih (umjerenih) inteziteta i frekevncija poremećaja

Poremećaji jakog inteziteta će sami po sebi eliminirati mnoge vrste, dok će poremećaji malog inteziteta omogućiti kompeticijsko isključenje. Isto tako, poremećaji koji se događaju s malom učestalošću će omogućiti da između dva poremećaja dominantne vrste jako povećaju svoje populacije i isključe slabije kompetitore, dok će prečesti poremećaji smanjiti broj vrsta jer mnoge vrste neće imati dovoljno vremena da se oporave od prethodnog poremećaja

Poremećaji i bogatstvo vrsta: Rezime

Intezitet i učestalost poremećaja s jedne strane, te populacijski rast i kompeticijsko isključenje s druge strane reguliraju raznolikost vrsta u lokalnim zajednicama. Niski i visoki intezitet i frekvencija poremećaja smanjuju bogatstvo vrsta, kao što ga smanjuje i brži populacijski rast koji povećava mogućnost kompeticijskog isključenja

"Utemeljiteljem kontrolirane zajednice"

- Koncept **"utemeljiteljem kontroliranih zajednica"** prikladan je za zajednice u kojima sve vrste imaju sličnu kompeticijsku sposobnost
- Dok u "dominacijom kontroliranim zajednicama" postoji dihotomija između r-selekcije i K-selekcije u kojoj su sposobnost kolonizacije i kompeticije obrnuto proporcionalne, u "utemeljiteljem kontroliranim zajednicama" sve su vrste dobri kolonizatori i podjednaki kompetitori, pa se na novostvorenom području ne očekuje sukcesija
- U uvjetima gdje se pukotine (slobodni prostori) pojavljuju slučajno, a veliki broj vrsta ima podjednaku sposobnost njihove kolonizacije, podjednako je tolerantno na abiotičke uvjete u okolišu i može obraniti osvojeni prostor od drugih kolonista, vjerojatnost kompeticijskog isključenja će biti značajno reducirana. Ta se situacija obično naziva **"kompeticijska lutrija"**, dok se najznačajnija hipoteza koja objašnjava raznolikost vrsta u "utemeljiteljem kontroliranim zajednicama" naziva **"hipoteza lutrije"** ili **"hipoteza slučajnog pristupa"**

Hipoteza lutrije ili hipoteza slučajnog pristupa

Neke zajednice riba tropskih koraljnih grebena ponašaju se prema "hipotezi lutrije"

- U zajednicama riba na koraljnim grebenima slobodni životni prostor je glavni ograničavajući faktor koji se regenerira nepredvidivo u vremenu i prostoru. Juvenilne ribe koloniziraju koraljne grebene slučajno s jednakom šansom za jedinke svih vrsta da zauzmu mjesto odraslih jedinki koje su uginule ili na neki drugi način napustile svoj teritorij na grebenu. Ovakvim načinom slučajne kolonizacije slobodnih prostora na grebenu reducira se vjerojatnost kompeticijskog isključenja, te se na taj način omogućava veća raznolikost vrsta
- U ovoj su "lutriji" ličinke i riblja mlađ listići, a dobitni je listić ona jedinka koja prva dospije u oslobođeni prostor i osvoji ga. Sve dok sve vrste uspijevaju osvojiti poneko mjesto u nekom vremenu, one će kontinuirano plasirati svoje ličinke u plankton (dakle, imat će svoj ulog za novi krug lutrije). Jedna od prilagodbi ovih riba za ovakav tip natjecanja je vrlo često parenje (kod nekih vrsta tijekom cijele godine)
- Zajednice koraljnih riba su ekstremno raznolike. Broj vrsta varira između 900 i 1500, a na površini promjera 3m se može naći više od 50 vrsta. Analogan je primjer visoka raznolikost na krednim travnjacima Velike Britanije, gdje ulogu lutrijskih listića imaju sjemenke biljaka, kako one koje se rasprostranjuju vjetrom, tako i one koje su prisutne u tlu

UTJECAJ BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI NA STABILNOST ZAJEDNICA

- Utjecaj biološke raznolikosti na stabilnost zajednica i ekosistema je vrlo kompleksan problem koji još uvijek nije do kraja razjašnjen.
- Utjecaj biološke raznolikosti, kao jednog od elemenata složenosti zajednica, na stabilnost zajednica detaljno je obrađen u poglavlju **Struktura zajednica**

UTJECAJ BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI NA FUNKCIJE EKOSISTEMA

Vitousek i Hooper (1993) su opisali nekoliko mogućih tipova odnosa između bogatstva vrsta i funkcija ekosistema:

- **"Hipoteza zakovice"** pretpostavlja linerani porast funkcija ekosistema s porastom bogatstva vrsta
- **"Hipoteza preobilja"** predviđa da će kod viših razina raznolikosti vrsta funkcije ekosistema dostići zasićenje

POSLJEDICE SMANJENJA BIOLOŠKE RAZNOLIKOSTI

- Svojom dominantnom ulogom u ekosistemima čovjek je značajno reducirao raznolikost života u staništima širom Zemlje. Ljudi su već uzrokovali nestanak 5-20% vrsta kod mnogih skupina organizama, a trenutačna stopa nestanka vrsta je 100-1000 puta veća u odnosu na masovne nestanke koji su se događali tijekom geološke prošlosti Zemlje. Stopa kojom nestaju tropske šume, jedno od najraznolikijih staništa na Zemlji, iznosi između 0.8 i 2% godišnje. Iz toga proizlazi da će godišnje nestati oko 1% populacija u tropskim šumama što iznosi oko 16 milijuna populacija godišnje, ili jedna populacija svake dvije sekunde. Koristeći se odnosom broj vrsta-površina može se procijeniti stopa nestanka vrsta od oko 27000 godišnje, ili jedna vrsta svakih 20 minuta.
- Jedno od najvažnijih pitanja koje su ekolozi počeli postavljati u zadnje vrijeme je: "Koliko vrsta može nestati prije nego što se to odrazi na funkcioniranje ekosistema?" Čini se da je potreba za razumijevanjem kako gubitak vrsta utječe na stabilnost i funkcioniranje ekosistema dostigla kritičnu točku, kada davanje odgovora na ta pitanja postaje hitno i životno važno za samu ljudsku vrstu

Posljedice smanjenja biološke raznolikosti

Nekoliko je hipoteza kako se smanjenje biološke raznolikosti može odraziti na funkcioniranje ekosistema:

- Smanjnje biološke raznolikosti rezultira linearnim opadanjem funkcija ekosistema
- Smanjenje biološke raznolikosti rezultira progresivno rastućim opadanjem funkcija ekosistema
- Smanjenje biološke raznolikosti rezultira lineranim smanjenjem funkcija ekosistema do određene kritične vrijednosti nakon čega funkcije ekosistema naglo opadaju